

DE PLAATS VAN DEN
PARAFLOCCULUS IN HET GEHEEL
DER CEREBELLAIRE CORRELATIES

zmf Medica Libr.

J. M. SCHOLTEN

STELLINGEN

I.

De paraflocculus van den mensch draagt in belangrijke mate bij tot het instand houden van den spiertonus in de extremiteiten.

II.

Het is vooralsnog niet zeker of de diverse afferente vezelsystemen van het cerebellum hun einde hebben in de motorische of in de klim-vezelen.

III.

Alvorens de diagnose „onrijpheid en levenszwakte” als doods-oorzaken van neonati aan te geven, sluite men vernixmembranen in het longweefsel uit.

IV.

Het gelijktijdig voorkomen van praegravide en hyperplastisch uteruslijmvlies is te beschouwen als een genezingsproces.

V.

De meening welke VON UEXKÜLL zich gevormd heeft omtrent het zien van insecten, is aanvechtbaar.

VI.

Vooralsnog is de meening van KORNMÜLLER, dat elk schorsveld zijn eigen type schorspotentialen heeft, niet weerlegd.

VII.

Het door GREMELS ingevoerde en door HEGGLIN uitgewerkte begrip der energëtisch-dynamische hartinsufficiëntie verdient de belangstelling der interne kliniek.

VIII.

In bijzondere gevallen van maag- en duodenumzweer (hooge zuurwaarden, gevorderde leeftijd, adipositas) verdient de methode van SOMERVELL — ligeering van een deel der maagarteriën, gevolgd door gastroenterostomie — de voorkeur boven maagresectie.

IX.

Het aantonen van Gram-negatieve diplococcen bij een etterige conjunctivitis is niet voldoende voor het stellen van de diagnose conjunctivitis gonorrhoea.

X.

De indicaties voor praefrontale leucotomie zijn met voorzichtigheid te stellen.

XI.

In het algemeen verdient het geen aanbeveling meisjes tegen rubeola te beschermen gezien het feit dat deze ziekte, gedurende de zwangerschap voorkomend, aanleiding kan geven tot het voorkomen van afwijkingen bij de pasgeborene.

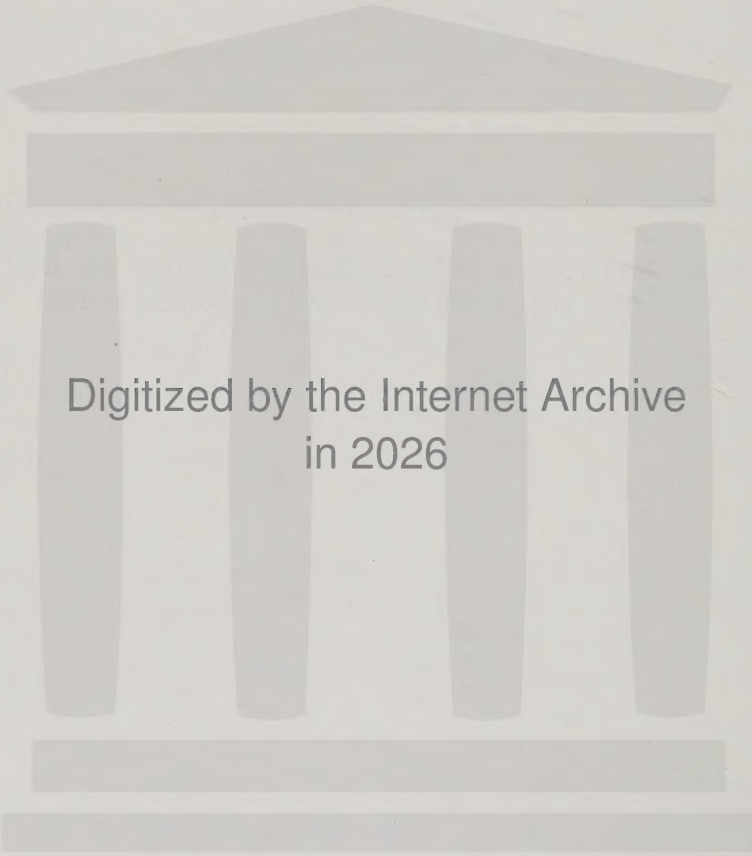
XII.

De proeven in vitro, waardoor KARRER en RUCKSTUHL gemeend hebben aan te kunnen toonen dat de werking der „antivitaminen” niet berust op de mechanische verdringing der vitaminen uit het betreffende fermentsysteem, zijn niet bewijzend.

XIII.

De proeven van PAPILIAN c.s. bewijzen niet dat de nn. genito-femorales vasosensibele zenuwen zijn.

DE PLAATS VAN DEN PARAFLOCCULUS IN HET
GEHEEL DER CEREBELLAIRE CORRELATIES



Digitized by the Internet Archive
in 2026

DE PLAATS VAN DEN PARAFLOCCULUS IN HET GEHEEL DER CEREBELLAIRE CORRELATIES

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE GENEESKUNDE AAN DE
UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM, OP GEZAG
VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS, DR. P. N. U.
HARTING, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT
DER LETTEREN, IN HET OPENBAAR TE VER-
DEDIGEN IN DE AULA DER UNIVERSITEIT
OP DONDERDAG 17 OCTOBER 1946, DES
NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

JAN MARINUS SCHOLTEN

GEBOREN TE HOORN

1946

N.V. NOORD-HOLLANDSCHE UITGEVERS MAATSCHAPPIJ
AMSTERDAM

*Aan de nagedachtenis van mijn
Moeder en van mijn Leermeester,
Prof. Dr C. U. Ariëns Kappers.*

Het anatomische gedeelte werd bewerkt in het Nederlandsch Centraal Instituut voor Hersenonderzoek. Het physiologische gedeelte werd bewerkt in het Physiologisch Laboratorium der Amsterdamsche Universiteit.

Promotor: Professor Dr J. TEN CATE.

INHOUD

	Blz.
INLEIDING	1
HOOFDSTUK I. De vergelijkende anatomie van den paraflocculus	14
HOOFDSTUK II. Vergelijkend embryologisch onderzoek van de caudale deelen van het cerebellum van mensch en subprimaat	57
HOOFDSTUK III. Het cerebellum der cetaceeën	84
HOOFDSTUK IV. Over de kleine hersenen der vogels	114
HOOFDSTUK V. De vezelverbindingen van den paraflocculus	125
HOOFDSTUK VI. De physiologie van den paraflocculus	159
HOOFDSTUK VII. Discussie	183
SAMENVATTING	196
SUMMARY	203
ZUSAMMENFASSUNG	210
RÉSUMÉ	218
LITERATUUR	225

INLEIDING.

Veelheid van kennis is nog wijsheid niet, maar wijsheid is een zuivere structuur der ziel.

(F. VAN EEDEN, Het Lied van Schijn en Weezen I, 4).

In dit proefschrift zullen wij onze aandacht schenken aan de anatomie en de physiologie der kleine hersenen en meer in het bijzonder aan dat deel van het orgaan dat met den naam van para-flocculus betiteld wordt. Een korte beschrijving dezer lob, welke bij het lagere zoogdier zulk een karakteristiek uiterlijk heeft zal daarom, ter oriëntatie, nuttig zijn. Dit zullen wij doen aan de hand van onderstaande textfiguren (fig. 1a en 1b), welke ons het cerebellum van *Felis onca* voorstellen en wel van dorsaal en van caudaal gezien.

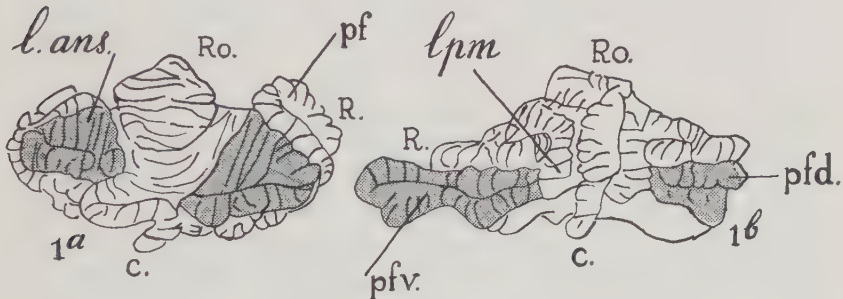


Fig. 1a en 1b.

Cerebellum van *Felis onca*, gezien van dorsaal en van caudaal. De crura — aangegeven door l.ans. — zijn in fig. 1a grijs gekleurd, de para-flocculus is meer donker getint in 1b. In deze figuur is deze lob aan de linker zijde lateraalwaarts uitgeklappt gedacht teneinde een beter overzicht te geven van haar bouw. Lpm. = lobus paramedianus.

Uit de betreffende figuren blijkt, dat de para-flocculus (pf.) — de naam is door BRADLEY ingevoerd — den vorm heeft van een langgerekte U, waarvan de „beenen” tegen elkaar aan liggen, terwijl de „boog” zich aan de rostrale zijde der kleine hersenen bevindt.

De „beenen” kunnen wij onderscheiden in een dorsaal (pfd.) en een ventraal been (s. pars dorsalis para-flocculi, para-flocculus dorsalis, respectievelijk p. ventralis para-flocculi, s. para-flocculus ven-

tralis). Deze nomenclatuur behoeft geen nadere toelichting, zij blijkt voldoende duidelijk uit fig. 1.

Waar beide beenen hun oorsprong hebben is bij oppervlakkige inspectie niet nauwkeurig te zeggen. Hierop komen wij in hoofdstuk I terug. Genoeg zij het, er thans op te wijzen hoe, aan de caudale zijde van het cerebellum, eerst ter zijde van het ventrale einde van den lobus paramedianus, (lpm.) beide beenen evident zijn, de paraflocculus dorsalis van boven bedekt door het crus secundum, het ventrale been half verscholen onder het dorsale. Beide zijn lateraalwaarts te vervolgen, doch blijven hierbij steeds door de crura cerebelli bedekt. Dit is echter niet meer het geval met de pars circumcludens, de overgangsplaats van den paraflocculus dorsalis in het ventrale been dezer formatie. Dit deel is in rostrale richting sterk ontwikkeld en is, als ware het daartoe gedwongen, tegen het crus primum aangelegd, deze lob aldus van voren begrenzend.

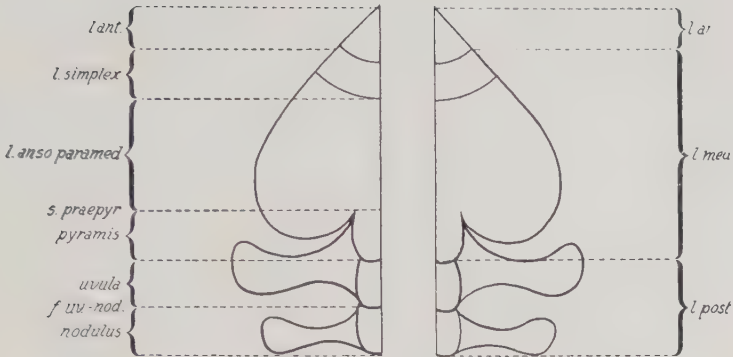
Waar bovendien de beide beenen opgebouwd zijn uit talrijke korte, nagenoeg evenwijdig aan elkaar gerangschikte lamellen, vinden wij den paraflocculus dus als een dubbele lamellenketen welke, als een lijst, de rest der kleine hersenen in zich gevat houdt.

Met deze enkele woorden is den macroscopischen bouw der lob althans in beginsel voldoende duidelijk. Meer woorden zouden wij moeten bezigen voor de beschrijving van die van andere dieren. De studie van den paraflocculus bij de verschillende dierspecies leerde ons n.l. dat er op dit gebied zeer groote variaties bestaan¹⁾. In principe echter is één ding hetzelfde gebleven: steeds weer — een enkele uitzondering daargelaten — bestaat de paraflocculus uit een opstijgend — dorsaal — been, uit een ventraal been en uit de overgangsplaats tusschen beiden. Dezen bouw zullen wij tenslotte ook bij den mensch vinden.

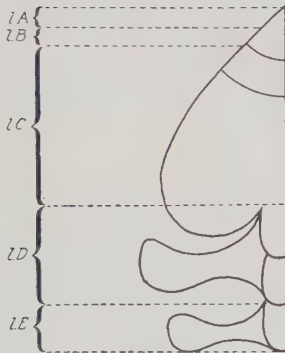
Boven gebruikten wij de nomenclatuur zooals BOLK die voor de kleine hersenen heeft ingevoerd. Het is hier thans de plaats om na te gaan of wij hiermede wel goed doen. Het is immers niet zonder eenige reden dat door verschillenden een andere naamgeving, respectievelijk indeeling van het cerebellum is voorgesteld, voorstellen welke uiteindelijk toch ten doel hadden, hetzij direct, hetzij indirect, het middel te zijn, waardoor onze kennis van het

¹⁾ Men vergelijke hiertoe de figuren in hoofdstuk I. Tenslotte vergelijke men de figuren in de bekende monografie van BOLK ('06).

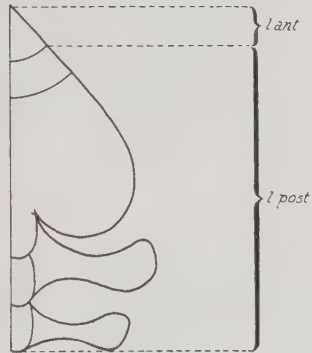
Elliot Smith



Bradley



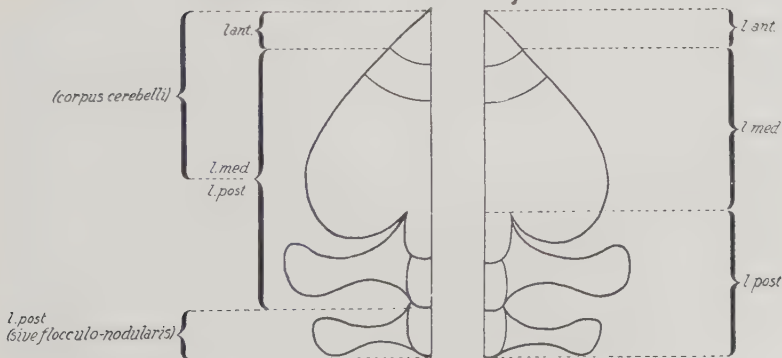
Bolk



Edinger & Comolli

Larsell & Dow

Ingvar



zoo belangrijke orgaan vermeerderd en verdiept zou kunnen worden. De kans bestaat dus dat wij, door de nomenclatuur van BOLK te te bezigen, ons reeds aanstonds op den verkeerden weg zouden bewegen. Dit willen wij dus allereerst onderzoeken.

Wanneer men bijgaande platen beziet, dan kan men vaststellen dat men de verschillende indeelingsschemata in twee categorieën kan verdeelen, n.l. die, welke gebaseerd zijn op de embryologische en phylogenetische waarnemingen en die, waarbij de distributie van afferente vezels over het orgaan den werker tot leidraad ge-diend heeft. Beginnen wij met het bespreken der eerste groep.

I. Wanneer men nevenstaande schemata beschouwt (plaat I), dan valt weldra een punt van overeenkomst op: alle auteurs erkennen de waarde van den *sulcus primarius* bij hun pogingen om tot een indeeling van het cerebellum te komen. Zij steunen hierbij òf op het vroegtijdig ontstaan dezer groeve òf op haar diepte, welke in het bijzonder in het arbor beeld tot uitdrukking komt, daar zij in den arbor vitae duidelijk een bepaald deel — lobus anterior — afsplitst van de rest der kleine hersenen (BOLK '06).

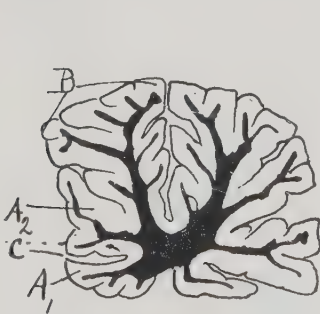


Fig. 2.
Arbor vitae van *Hapale jacchus*
(naar BRADLEY).

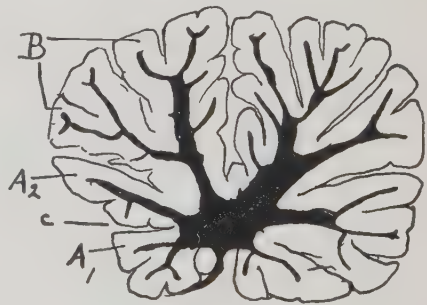


Fig. 3.
Arbor vitae van *Nictipithecus*
trivirgatus.
(naar BRADLEY).

BRADLEY ('03, '04, '05) erkent eveneens het belang dezer fissura prima, doch daarnaast verdeelt hij den door dezen sulcus begrensden lobus weer in twee componenten, *A* en *B*, terwijl de eerstgenoemde lob weer uit twee deelen *A*₁ en *A*₂ is opgebouwd. Wij kunnen hierin niet met dezen auteur medegaan. Teneinde dit nader uiteen te zetten plaatsen wij hierboven één zijner figuren uit de publicatie van

1905, voorstellende het beeld van den arbor vitae in het mediaanvlak bij *Hapale jacchus* (fig. 2). Duidelijk blijkt hieruit dat BRADLEY'S lob A_2 — welke door den sulcus c van A_1 gescheiden wordt — een mergstraal bezit welke een zijtak is van den tot lob B behoorenden mergstraal. Met andere woorden: A_2 behoort bij B . In andere figuren door den onderzoeker gegeven — b.v. fig. 53 uit de publicatie van 1903, de figg. 84 en 88 uit die van 1904 — is hetzelfde waar te nemen. Minder evident is dit in fig. 54, welke wij hier afbeelden (fig. 3). Doch hierbij valt op dat A_1 en A_2 aan den anderen kant ook bij elkaar behooren: hun mergstralen hebben een gemeenschappelijken mergstam. Hieruit zou dan volgen, dat A_1 , A_2 en B een eenheid vormen. Wij kennen op grond hiervan aan groeve c niet de waarde toe welke BRADLEY geneigd is hieraan te geven.

BRADLEY zelf accentueert trouwens het bij elkaar behooren van de lobben A en B door er op te wijzen dat hun embryologie eenigszins verschilt van die van de lobi C , D en E .

Men kan natuurlijk den lobus anterior in verschillende componenten onderverdeelen. Doch de groeven welke hierbij een rol zouden spelen staan in betekenissen zeker ver achter bij den sulcus primarius.

II. BRADLEY en INGVAR ('18) kennen den *sulcus praepyramidalis* eenige waarde toe. Deze groeve begrenst de lobi C en D van den eerstgenoemden auteur van elkaar, terwijl zij bij INGVAR den lobus medius van den lobus posterior scheidt. Wij meenen dat aan de betreffende fissura hier een te groote plaats wordt ingeruimd: Wanneer men de talrijke afbeeldingen van den arbor vitae in het mediaanvlak, zooals RILEY ('28, '29) deze afbeeldt, beziet, dan is steeds de mergstraal van de pyramis een zijtak van dien, welke tot den lobus medius medianus INGVAR behoort. Dit beteekent dus dat beide lobben een eenheid vormen.

De argumenten waarop INGVAR zijn meening baseert zijn deze, dat 1e. bij vogels de fissura Y — welke groeve het homologon van den sulcus praepyramidalis is — de langste en tevens de breedste groeve is, 2e. dat de fissura Y bij de vogels vroeg ontstaat, en 3e. dat de pyramis wel, doch de rostraal hiervan gelegen lob geen spinocerebellaire vezels ontvangt. — Hiertegen willen wij echter inbrengen dat de breedste en langste groeve in het cerebellum niet

tevens de belangrijkste behoefte te zijn (men denke b.v. aan den sulcus horizontalis magnus). Verder blijkt uit de door INGVAR verstrekte afbeeldingen 14 en 15 (bldz. 256 van zijn publicatie), dat in het hier weergegeven stadium van ontwikkeling (het betreft het cerebellum van de kip na 9 dagen en 12 uur) de fissura *un* — het homologon van de fissura uvulo-nodularis ¹⁾ — aanzienlijk duidelijker is dan de fissura *Y*, dus: waarschijnlijk vroeger ontstaan is ²⁾. Ten aanzien van het onder 3 genoemde punt willen wij opmerken dat men de indeelingen, gebaseerd op embryologische gegevens geheel en al apart moet bezien van die welke gefundeerd zijn op hetgeen de hodologie ons biedt. Straks komen wij hierop terug. Tenslotte konden wij vaststellen dat de lobus paramedianus van den subprimaat en de lobulus gracilis van den primate zich zoowel aan lobus medius medianus als aan pyramide hechten, aldus de eenheid van deze beide lobben als het ware onderstrepend (zie hoofdstuk I). Onzes inziens heeft de sulcus praepyrimaldis dus niet de waarde welke BRADLEY en INGVAR hieraan toekennen.

III. Volgens ELLIOT SMITH ('03) scheidt de *fissura secunda* twee belangrijke deelen der kleine hersenen van elkaar. Ten aanzien hiervan merkt BOLK op, dat deze groeve zich niet — gelijk de sulcus primarius — over de zijdeelen van het cerebellum uitstrekt, doch bij verscheidene zoogdieren conflueert met ongelijkwaardige groeven zooals de fissura praetonsillaris of de fissura floccularis (s. posterolateralis). Dit inconstante gedrag van de fissura hebben wij echter niet kunnen waarnemen (zie ons embryologische gedeelte).

Uit de bovengenoemde arborteekeningen van RILEY blijkt echter, dat in het meerendeel der gevallen de uvula bij de pyramis behoort, het gedrag der mergstralen laat hieromtrent geen twijfel bestaan. Men zie hiertoe ook onze figuren 2 en 3, ontleend aan BRADLEY. — Verder konden wij vaststellen — zie hoofdstuk I — dat de paraflocculus zoowel met pyramis als met uvula in verbin-

¹⁾ Aan den sulcus uvulo-nodularis wordt door INGVAR bij de indeeling van het cerebellum geen waarde gehecht.

²⁾ Dit is in overeenstemming met de algemeen geldende meening dat de fissura uvulo-nodularis het eerst gevormd wordt, vóór eenige andere groeve in de kleine hersenen.

ding staat, een feit hetwelk de eenheid dezer lobben accentueert. Wij meenen dus dat de fissura secunda niet van zooveel belang is, dat zij de grens tusschen twee groote deelen van het cerebellum mag vormen, gelijk ELLIOT SMITH van meening was.

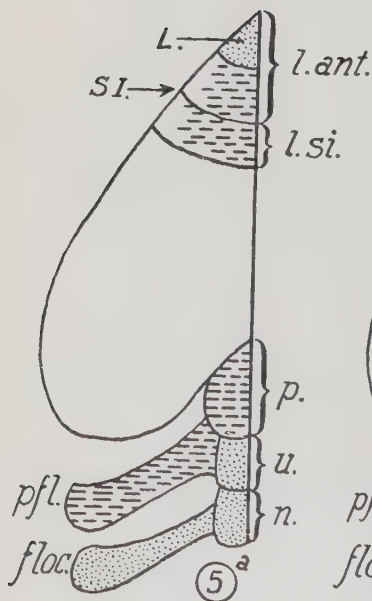
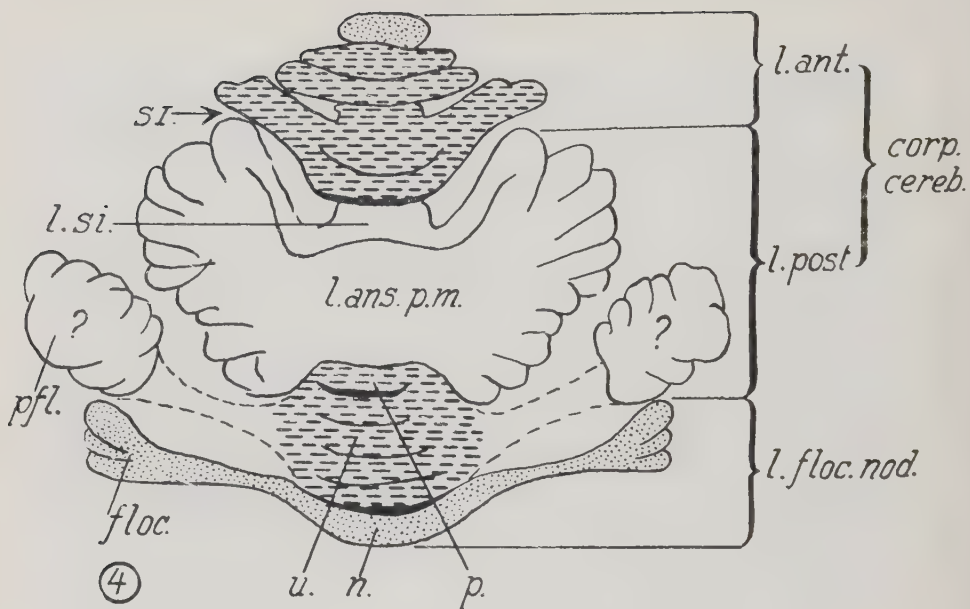
IV. Gaan wij thans over tot de beschouwing van den *sulcus uvulo-nodularis*, dan blijkt, dat hieraan door sommigen een groote waarde wordt toegekend. Wij gaan hierin geheel en al met dezen mede en wel op grond van: 1e. de groeve is de oudste, zoowel ontogenetisch als phylogenetisch gezien; 2e. de flocculus — van het corpus cerebelli gescheiden door de fissura postero-lateralis — hecht zich aan den nodulus. Aldus vormt zich een duidelijk afgescheiden deel ten opzichte van de rest der kleine hersenen. 3e. Uit het arbor beeld blijkt dat de mergtak van den nodulus duidelijk apart staat van dien van de uvula¹⁾. Men zie hiertoe de figuren 2 en 3.

Ook ELLIOT SMITH heeft waargenomen dat de fissura uvulo-nodularis vroeg verschijnt; daarnaast is zij echter tevens de meest ondiepe. SMITH zegt dan ook verder: "Although these two lobules (nodulus en uvula) become separated the one from the other long before the other lobes and lobulus become mapped out they are so small and present so many features in common, that it is convenient to group them together as one lobe, which I shall call "posticus" —. Onze inziens wordt ELLIOT SMITH tezeer misleid door de ondiepte der groeve, welke ondiepte echter niet evenredig behoeft te zijn met haar onbelangrijkheid. Het vroegtijdig ontstaan is echter een gebeuren dat niet over het hoofd gezien mag worden.

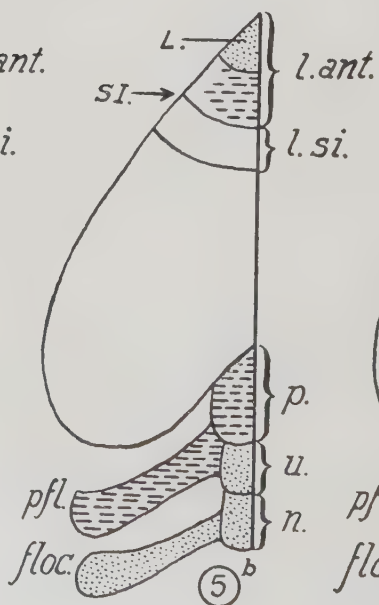
Wij hebben thans de verschillende groeven aan een beschouwing onderworpen en komen tot het besluit dat van belang voor een indeeling van het cerebellum zijn: de fissurae prima en uvulo-nodularis. Wij krijgen hiermee hetzelfde resultaat als EDINGER en COMOLLI ('10).

LARSELL en DOW geven omstreeks 1935 hun indeeling (fig. 4, plaat II, ontleend aan de publicatie van BRODAL ('42). Hierbij onder-

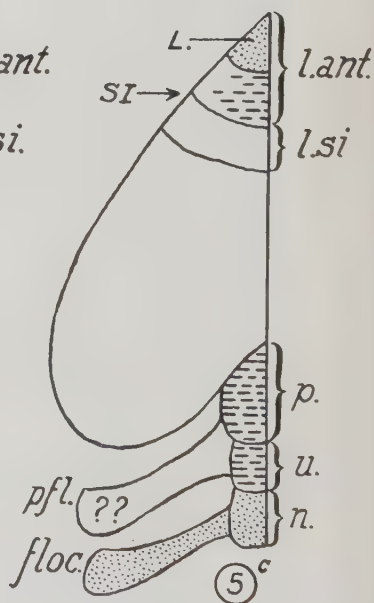
¹⁾ Dit is niet het geval bij de primaten en Cetaceëen. Men bedenke evenwel dat hier het cerebellum samengeperst is, een gebeuren ten gunste waarvan talrijke factoren pleiten.



Ingvar



Larsell & Dow.



Brodal

Indeelingssysteem gebaseerd op hodologie. Gepunteerd vestibulaire arealen. Gestreept: spinale gebieden. Wit: pontine en olivaire gebieden. Fig. 4 is ontleend aan BRODAL.

scheiden zij den lobus flocculo-nodularis en het corpus cerebelli. Beide gedeelten worden gescheiden door de fissura postero-lateralis. Aan het corpus cerebelli onderscheiden de auteurs verder den lobus anterior en den lobus posterior, onderling begrensd door den sulcus primarius. Uiteindelijk komen deze werkers dus ook tot het resultaat waarbij het cerebellum uit drie componenten samengesteld wordt gedacht, welke componenten dezelfde zijn als die van het longitudinale indeelingssysteem van EDINGER en COMOLLI.

Het blijkt dus, dat, nadat het probleem gedurende 25 jaar niet aangeroerd geworden is, de hedendaagsche onderzoekers tot hetzelfde resultaat komen als die van 1910. Dit pleit zeker voor de juistheid van het betreffende indeelingssysteem, daar in genoemde periode de hoeveelheid werk over het cerebellum zeer groot is, en het inzicht in de werking van de kleine hersenen zeer gerijpt.

Wat het systeem van BOLK betreft, mag opgemerkt worden dat deze auteur ten onrechte de fissura uvulo-nodularis miskent. Na hetgeen wij boven over deze groeve schreven behoeft dit geen nadere toelichting. In dit opzicht staat dit systeem dus zeker achter bij dat van EDINGER en COMOLLI, LARSELL en DOW. In praktische beteekenis echter verheft het zich hier ver boven, aangezien het een nauwkeurige beschrijving van aangebrachte laesies toelaat en dus bij het physiologisch onderzoek niet te ontberen is.

Thans zullen wij de indeelingen bezien, welke gebaseerd zijn op het hodologisch onderzoek (figg. 4, 5a, b en c, plaat II). Bij het bezien dezer afbeeldingen treft ons dat alle auteurs ook weer drie deelen onderscheiden, n.l. die welke respectievelijk prikkels ontvangen uit vestibulaire vezels, uit spinale vezels en uit pontine en olivaire banen. Er bestaat eenstemmigheid omtrent de plaats van de lingula, nodulus en flocculus in dit systeem, daar het verband van deze lobben met het vestibulaire apparaat vast staat (INGVAR '18, DOW '38). Anders is dit met de uvula. Op grond van het waarnemen van n. VIII vezels hierin, rekent INGVAR deze lob bij den lobus flocculo-nodularis. Dit doen ook LARSELL en DOW. BRODAL daarentegen is een andere meening toegedaan: zijn opinie is, dat de uvula bij de pyramis behoort. Men kan beide partijen gelijk geven. In de uvula komen zeker vestibulaire vezels voor, doch ook spino-cerebellaire, welke laatste ook in de pyramis te vinden zijn.

Hier doet zich dus een niet op te lossen moeilijkheid voor. Hetzelfde zien wij in principe bij den lobulus simplex. Zoowel BRODAL als LARSELL en DOW rekenen dezen als bij den lobus ansoparamedianus behoorend. Beide lobben ontvangen ponsvezelen. Aan den anderen kant echter krijgt de lobulus simplex prikkels uit den tractus spino-cerebellaris ventralis, hetgeen ook met den lobus anterior het geval is (INGVAR). Ook de lobulus simplex blijkt dus een tusschenpositie in te nemen.

Wij zijn dan ook van meening dat op grond van de hodologie niet tot een bevredigende indeeling der kleine hersenen is te komen; hiertoe zijn de diverse phylogenetisch oude en nieuwe deelen te veel vermengd en grijpen de diverse gebieden, waar verschillende soorten van vezels eindigen, te veel in elkaar. Volledigheidshalve noemen wij hier de drie etages van INGVAR: de vestibulaire, de spinale en de pontine etage. BRODAL pleit voor het aannemen van het archi-cerebellum, het paleo-cerebellum — hetwelk spinale vezels ontvangt — en het neocerebellum, hetwelk met het neopallium verbonden is. Doch nogmaals: onze meening is dat deze indeelingssystemen te schematisch zijn.

Tenslotte noemen wij de indeeling volgens TILNEY ('23). Deze auteur onderscheidt allereerst het cerebellum bulbare en het cerebellum jugale. Deze zijn zeer oud en reeds bij den prik aanwezig. Bij den mensch vinden wij dit terug als de n. VIII kernen en den vermis anterior. Bij de ware visschen voegt zich hierbij het cerebellum mediale. In de menschenlijke kleine hersenen is dit vertegenwoordigd door den vermis superior. Bij de vogels ontstaat dan door expansie van het cerebellum mediale, het cerebellum laterale. De hoogste ontwikkeling heeft dit bij den mensch in den vorm van lobus ansoparamedianus.

Dit systeem volgens TILNEY is niet juist. Terecht merken HERRICK ('24) en JACOB ('28) op, en wij kunnen dit geheel en al onderschrijven, dat de vestibulaire kernen niet tot de kleine hersenen behooren en dat het cerebellum laterale van den vogel de aurikel is en dus niet de voorlooper van den lobus ansoparamedianus van het zoogdier.

Wanneer wij nu het een en ander resumeeren, dan blijkt dus dat van de verschillende indeelingen van het cerebellum dat van EDINGER en COMOLLI, later bevestigd door LARSELL en DOW, ons thans wetenschappelijk het meest voldoet. In de practijk echter staat dat van BOLK aan de spits. De indeelingen welke gebaseerd zijn op hodologische gegevens achten wij te schematisch en te weinig zeker.

Naast deze systemen mag echter dat van EDINGER en COMOLLI, waarbij dezen onderscheid maken tusschen den phylogenetischen ouderdom der verschillende deelen van het cerebellum, niet vergeten worden. Deze indeeling toch heeft een geheel ander licht geworpen op het wezen, de structuur, van de kleine hersenen en is daarom van groote waarde. Er is evenwel een kleine bedenking — welke overigens van geen praktisch belang is — en dat is, dat het uitgangspunt van de onderzoekers het cerebellum van den vogel was en niet dat van het reptiel, hetwelk, als gemeenschappelijke voorouder van én vogel én zoogdier, hiervoor beter in aanmerking had kunnen komen.

Drie systemen zijn voor ons dus van belang: het longitudinale van EDINGER en COMOLLI, LARSELL en DOW (gebaseerd op de ontogenetische ontwikkeling der kleine hersenen), het transversale van EDINGER en COMOLLI dat gefundeerd is op de gegevens aan de phylogenie ontleend, en tenslotte dat van BOLK. Het is niet juist, het eene ten behoeve van het andere uit te sluiten, elk systeem heeft zijn groote voordeelen. Wij zullen dan ook gebruik maken van elk dezer indeelingen. De eerste, de longitudinale indeeling, zullen wij bezigen in de Discussie (Hoofdstuk VII), wanneer wij, zoo volledig mogelijk ingelicht zijnde over de anatomie en de physiologie van den paraflocculus, willen trachten het een en ander in een ruimer verband te zien. De phylogenie van het cerebellum is voor ons van groot belang wanneer wij de hodologie van den paraflocculus nader zullen beschouwen. Het systeem van BOLK tenslotte heeft — wij zeiden het reeds eerder — een groote praktische waarde bij het physiologisch experiment, waar een nauwkeurige aanduiding van de plaats van aangebrachte laesies niet te ontberen is. Ook in hoofdstuk I zullen wij dus deze nomenclatuur gebruiken, daar wij dan elk onderdeel der kleine hersenen bij de verschillende zoogdieren als een op zichzelf staande eenheid zullen onderzoeken, iets wat in beginsel onjuist is — het cerebellum „werkt” als een eenheid, als een totaliteit, en niet als de som der functies der afzonderlijke lobben — doch wat wij niettemin verantwoord achten, daar deze werkwijze ons mogelijk dichter naar het gestelde doel voert, waarbij evenwel voorop gesteld moet worden dat het zoojuist vermelde „totaliteitsbeginsel” der kleine hersenen nimmer uit het oog

verloren mag worden gelijk onzes inziens te veel wordt gedaan. wanneer BOLK'S nomenclatuur gebruikt wordt ¹⁾).

Het lijkt ons echter beter op de laatste eenige uitzonderingen te maken. Nodus en uvula kunnen bij den mensch en het dier met voldoende zekerheid gehomologiseerd worden. Wij blijven deze namen dus gebruiken in plaats van te spreken van lobulus *a* en *b*. — In overeenkomst met BOLK zal het vermisdeel tusschen fissura prima en fissura secunda lobulus *C* genoemd worden. In plaats van de pyramis echter met den naam C_1 te betitelen, en de rest der lob C_2 te noemen, wijken wij hiervan af en noemen het laatste wormdeel C_1 en eventueel de pyramis C_2 . Deze veranderde nomenclatuur is, met goedkeuring van BOLK, door ARIËNS KAPPERS ingevoerd. Zij is consequenter dan de oorspronkelijke, daar de crura, van rostraal naar caudaal, ook met het bijvoegsel 1 en 2 betiteld worden. De naam pyramis is echter zoo gebruikelijk, dat wij den lobulus met dezen naam zullen blijven betitelen. Verder zullen wij bij de lagere dieren den lobulus C_1 in drie deelen splitsen, welke wij het „vorste, middelste en achterste deel” noemen. Straks komen wij hierop terug. Ten slotte willen wij den naam paraflocculus handhaven, ofschoon wij dit eigenlijk niet juist achten en liever den naam: pars tonsillaris BOLK zouden willen gebruiken. De benaming paraflocculus is echter dermate in gebruik geraakt, dat wij, teneinde verwarring uit te schakelen, dit woord zullen behouden. Zooals bekend, bezit de paraflocculus een dorsaal — opstijgend — been en een afdalend ventraal been. In plaats van steeds weer te spreken van het dorsale en het ventrale been, zullen wij soms deze benaming vervangen door die, waarbij het eerstgenoemde been de paraflocculus dorsalis en het laatstvermelde been de paraflocculus ventralis genoemd wordt. Wanneer wij straks zullen spreken over den menschelijken paraflocculus, dan zullen wij dezen naam niet bezigen, doch spreken van: Nebenflocculus HENLE.

Allereerst stellen wij ons nu de vraag: In welken vorm vinden wij den paraflocculus bij den mensch? Het antwoord hierop (zie hoofdstuk I) zullen wij trachten nader te bevestigen door een ver-

¹⁾ Vaak hoort men b.v. spreken over het crus secundum dat deze functie, en over het crus primum, dat die functie zou hebben. Dat wij dit gebruik in hooge mate afkeuren behoeft in verband met het bovenstaande geen nadere toelichting.

gelijkend embryologisch onderzoek (hoofdstuk II). Wij zijn n.l. van meening dat slechts een diepgaande anatomische kennis — een zich „anatomisch inleven” zoo men wil — een voldoende breede basis bied voor physiologische beschouwingen, speciaal daar waar het een orgaan als het cerebellum betreft, omtrent het wezen waarvan men nog grootendeels in het duister tast. Met dit voor oogen vermelden wij in hoofdstuk III de resultaten van het anatomisch onderzoek van de kleine hersenen der Cetaceeën, daar bij deze dieren, zooals door velen aangenomen wordt, de paraflocculus zeer sterk ontwikkeld zou zijn. In hoofdstuk IV bezien wij de kleine hersenen der vogels om na te gaan of deze dieren een paraflocculus hebben — gelijk INGVAR van meening is — of niet.

Ons anatomisch onderzoek besluiten wij met een hodologisch overzicht in hoofdstuk V, alwaar wij de gegevens vermelden welke de literatuur en de microscopische coupes van de door ons geopereerde dieren ons bieden. De verschijnselen welke zich bij deze dieren voordeden, worden door ons in hoofdstuk VI beschreven. In hoofdstuk VII tenslotte willen wij trachten tot een synthese te komen, in welke beschouwingen wij echter niet alleen den paraflocculus, doch ook de rest van het cerebellum moeten betrekken. Boven trachtten wij dit laatste te motiveeren.

Uiteindelijk vragen wij dus: Wat is de paraflocculus, hoe is hij gebouwd, in hoeverre draagt hij bij tot de normale „werking” van het cerebellum?

Gaan wij thans over tot de beantwoording dezer vragen.

HOOFDSTUK I.

De vergelijkende anatomie van den paraflocculus.

Zonder twijfel heeft de paraflocculus cerebelli een belangrijke functie. Reeds de aanzienlijke grootte ten opzichte van de andere lobi der kleine hersenen doet dit vermoeden.

Daar de paraflocculus bij alle zoogdieren voorkomt, zal hij ongetwijfeld ook bij het menscheijk cerebellum niet ontbreken. In het algemeen is men van meening, dat hij hier vertegenwoordigd wordt door den „Nebenflocculus” van HENLE.

Onzes inziens is dit niet juist. Het onderzoek heeft ons geleerd, dat de paraflocculus bij den mensch een niet onbelangrijk grooter deel van de kleine hersenen inneemt.

Het is evenwel niet mogelijk om slechts den paraflocculus alleen te beschouwen. De lobben van het cerebellum vormen dermate een eenheid, dat wij genoodzaakt zijn, allen aan een onderzoek te onderwerpen.

Uitgaande van de vraag door welk onderdeel der kleine hersenen de paraflocculus bij den mensch vertegenwoordigd wordt, zullen wij dus tevens trachten om dit probleem ook ten opzichte van de andere lobi op te lossen.

Overgaande tot ons onderzoek, zullen wij beginnen met:

A. *Lobus Anterior.*

In de literatuur vindt men algemeene eenstemmigheid aangaande de homologie van deze lob met het *vinculum linguae*, *ala lobuli centralis* en den *lobus quadrangularis anterior* van den mensch.

I. Om dit duidelijk te maken, beelden wij hiernaast af het cerebellum van *Ateles ater*, de slingerap¹⁾, (fig. 1, plaat III) en een figuur van de menscheijke kleine hersenen, van boven gezien (fig. 2). Aan de dorsale zijde hiervan laat zich een gedeelte onderscheiden — licht getint in onze figuur — waarvan de lamellen convex naar caudaal zijn, en ononderbroken doorloopen van links naar rechts.

¹⁾ Ontleend aan BOLK's „*Cerebellum der Säugetiere*”.

In de betreffende figuur is dit laatste minder duidelijk, oogen-schijnlijk onderbreekt de zich ver naar rostraal voortzettende sulcus paramedianus de lamellen. Bij nader onderzoek blijkt echter, dat deze lamellen zich voortzetten, vanuit het „hemisfereale deel” via deze groeve op het „vermisdeel”.

Dit cerebellum deel lijkt zeer veel op den lobus anterior en den lobulus simplex van de subprimaten, waarvan bekend is — zie fig. 1 — dat zij lamellen bezitten, welke ononderbroken doorloopen van links naar rechts.

II. Wanneer wij figuur 3 — de arbor vitae bij den mensch op ongeveer 1 cm afstand van het mediaanvlak — bezien, dan blijkt dat de onder I genoemde lamellengroep uit twee gedeelten bestaat. Met het meest rostrale deel, dat tevens het grootste is, correspondeeren vier mergstralen. Deze ontspringen op eenigen afstand van elkaar uit het merg, en zijn benoemd door middel van Romeinsche cijfers I—IV. Deze groep lamellen vormt den lobus quadrangularis anterior, het vinculum linguae en de ala lobuli centralis. Met het caudale deel daarentegen correspondeeren slechts twee mergstralen, welke vlak bij elkaar, als het ware uit één punt ontspringen ¹⁾ (l.q.p.). Tevens laat zich nu vaststellen, dat de mergstralen, behoorende tot de lobi semilunares, met die, welke tot het caudale deel behooren, in hetzelfde deel van de witte stof hun oorsprong hebben ²⁾. In dit opzicht bestaat er dus een belangrijk onderscheid tusschen het rostrale en het caudale deel. Dit laatstgenoemde deel blijkt nu te beantwoorden aan den lobus quadrangularis posterior bij den mensch. Dezelfde verhoudingen bestaan ook bij de kat en het rund (fig. 4, plaat III). Deze figuren zijn geteekend naar doorsneden in de mediaanlijn.

De lobus anterior van de laatstgenoemde dieren bezit dus mergstralen welke zich gedragen als die van het rostrale deel van de lamellengroep bij den mensch.

¹⁾ Een nadere beschouwing leert ons dus dat ook het caudale deel uit twee componenten is samengesteld. Met de eene correspondeert de dikke korte mergstam, welke zich in twee takken splitst, met de andere correspondeert de meest caudale van de mergstralen.

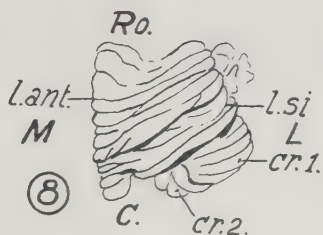
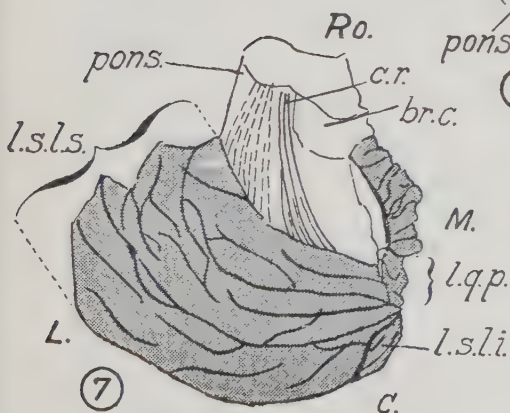
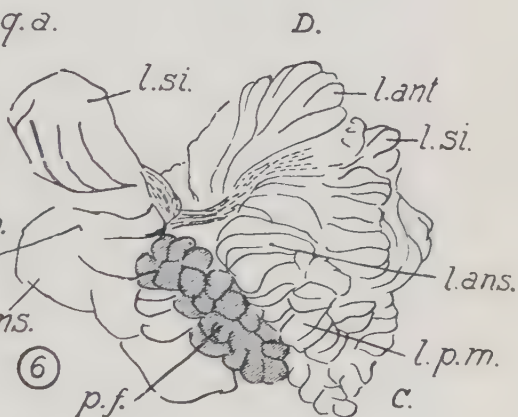
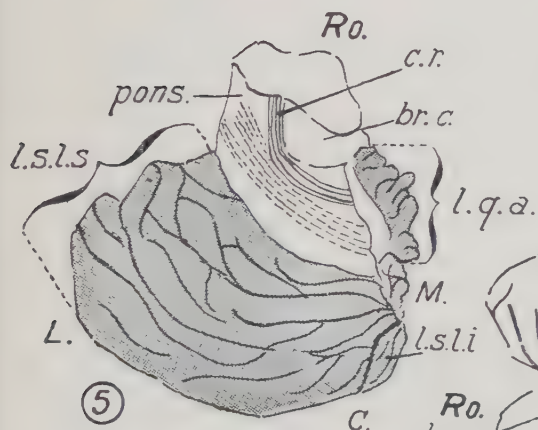
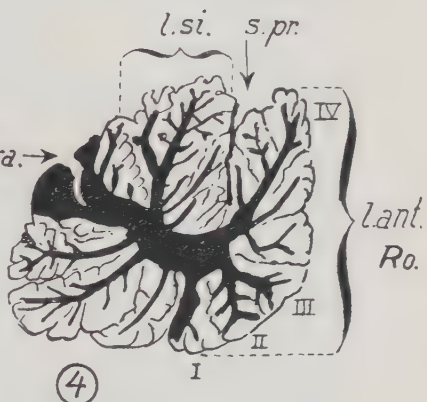
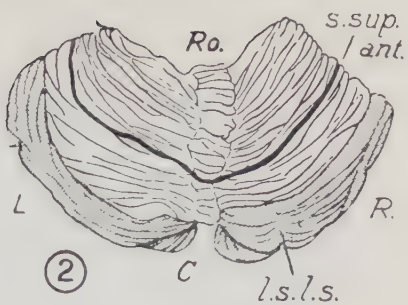
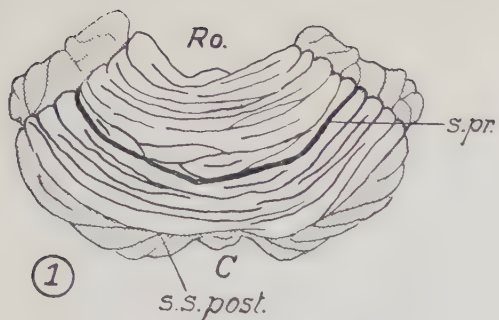
²⁾ Dit wijst dus op een nauwe verwantschap tusschen beide lobi. In hoofdstuk III komen wij hierop terug.

De caudale grens van dit rostrale deel — hetwelk dus samengesteld is uit *vinculum linguae*, *ala lobuli centralis* en *lobus quadrangularis anterior* — is voldoende duidelijk te bepalen. Wanneer wij dit doen, vinden wij, dat de *sulcus primarius* overeenkomt met den menschelijken *sulcus superior anterior*.

III. Nadere gegevens hoopten wij te krijgen met behulp van de pluistechniek, waarbij het *cerebellum* macroscopisch zoodanig ontleed wordt, dat de verschillende deelen afscheuren volgens het verloop van de dikkere vezelbundels. HULTKRANTZ ('29) geeft een uitvoerige beschrijving van deze methode, welke weliswaar grof is, doch voor ons doel zeer instructief is gebleken, temeer waar speciaal gelet werd op het vezelverloop door *brachium pontis* en *corpus restiforme*. De werkwijze was als volgt: Bij 25 ungulaten (*Bos taurus*) en 12 carnivoren (*Felis domestica*) werd lamel voor lamel de *lobus anterior* ontleed. Hierbij scheurden deze lamellen steeds af volgens bepaalde vezelbundels welke aldus vervolgd konden worden. Hetzelfde geschiedde met den *lobulus simplex* en alle andere *cerebellum*deelen. Bij de kat en de koe bleken volkomen analoge verhoudingen te bestaan. Wanneer wij den *lobus anterior* ontleden, dan vallen duidelijk de verbindingen met het *corpus restiforme* in

Br.p.: *Brachium pontis*.
 Br.c.: *Brachium conjunctivum*.
 C.: caudaal.
 c.r.: *corpus restiforme*.
 cr. 1: *crus primum lobi ansati*.
 cr. 2: *crus secundum lobi ansati*.
 D.: dorsaal.
 Floc.: *Flocculus*.
 Fiss. II: *Fissura secunda*.
 l.ant.: *lobus anterior*.
 L.: links.
 l.ans.: *lobus ansatus*.
 l.biv.: *lobus biventer*.
 l.grac.: *lobus gracilis*.
 l.q.a.: *lobus quadrangularis anterior*.
 l.q.p.: *lobus quadrangularis posterior*.
 l.p.m.: *lobus paramedianus*.

l.petr.: *lobulus petrosus*.
 l.s.l.i.: *lobus semilunaris inferior*.
 l.s.l.s.: *lobus semilunari superior*.
 l.si.: *lobulus simplex*.
 M.: mediaal.
 nod.: *nodulus*.
 pf.: *paraflocculus*.
 pf.d.: *paraflocculus dorsalis*.
 pf.v.: *paraflocculus ventralis*.
 pyr.: *pyramis*.
 R.: rechts.
 Ro.: rostraal.
 S.hor.: *Sulcus horizontalis*.
 S.pr.: *Sulcus primarius*.
 S.S.ant.: *Sulcus superior anterior*.
 S.S.post.: *Sulcus superior posterior*.
 uv.: *uvula*.



het oog. Wij waren daarentegen niet in staat op deze wijze de ponsvezels bij deze dieren te vervolgen.

Wat betreft het ontleden van dat deel van de menschelijke kleine hersenen wat wij beschouwen als lobus anterior (dit is dus het rostrale deel der lamellengroep), konden ook slechts betrekkelijk weinig vezels welke zich naar den pons begaven gevonden worden. Daarnaast konden wij duidelijk verbindingen met het corpus restiforme vaststellen. Men zie hiertoe figuur 5, voorstellende de linker helft van de kleine hersenen, van boven gezien. Het uitwendig oppervlak, voor zooverre het niet verwijderd is, is hier grijs getint. De verbindingen met het corpus restiforme zijn aangegeven door continueele lijnen, die met de pons door onderbroken lijnen.

Uitgezonderd de verbindingen met den pons bestaat er dus ook in dit opzicht overeenkomst tusschen het menschelijke rostrale deel en den lobus anterior der subprimaten.

Het verschilpunt, de ponsvezels betreffende, behoeft ons overigens niet te verwonderen, wanneer wij in het oog houden, dat de kleine hersenen van den mensch vergeleken met die van de ungulaten en carnivoren aanzienlijk in grootte — zoowel absoluut als relatief — zijn toegenomen. Deze toename wordt veroorzaakt doordat het neocerebellum, d.i. dus dat deel der kleine hersenen dat indirect in verbinding staat met het neopallium, zeer veel in belang is toegenomen. Eventueele ponsvezels van de subprimaten kunnen met de pluis-techniek gemakkelijk over het hoofd gezien worden. Dit zal bij den mensch echter niet in die mate het geval zijn, zooals uit het bovenstaande volgt.

Uit het bovenstaande blijkt, dat wij zoowel op grond van het uitwendig aspect, als op grond van het gedrag van den arbor vitae en het macroscopisch waarneembare vezelverloop, het vinculum linguae, de ala lobuli centralis, en den lobus quadrangularis anterior van den mensch mogen homologiseeren met den lobus anterior van den subprimaat.

B. *Lobulus simplex.*

I. BOLK nam bij den lobulus simplex een toenemend aantal lamellen waar bij de reeks: lagere primaat — anthropoide aap — mensch. Hierbij behield de lob steeds haar karakteristieke uiterlijk.

RILEY ('28, '29) vermeldt ook het typische uiterlijk van den lobulus simplex met zijn parallel verloopende lamellen. Dit uiterlijk zou steeds bewaard blijven. Wij verwijzen hiertoe nogmaals naar onze figuren 1 en 2. Men lette op de groote overeenkomst in het uiterlijk aspect van de deelen, gelegen onmiddellijk achter den sulcus superior anterior respectievelijk den sulcus primarius. Dit maakt het dus reeds dadelijk mogelijk dat beide deelen identiek zijn.

II. Uit de figuren 3 en 4 blijkt inderdaad de overeenkomst in het gedrag van de tot deze deelen behorende vertakkingen van den arbor vitae. Deze ontspringen nl. — zie fig. 4 — met die welke behoren tot de crura van één dikkeren mergstam. Ook in de boven ingevoegde textfiguur is dit duidelijk. Dit is in overeenstemming met het feit dat — zooals de embryologie ons leert — de lobulus simplex, welke reeds vroeg door den sulcus primarius van den lobus anterior gescheiden wordt, met de crura verwant is ¹⁾. Reeds eerder was dit gedrag der mergvertakking door INGVAR ('18) opgemerkt.

III. Het macroscopisch waarneembare vezelverloop leert ons bovendien het volgende:

Fig. 6 stelt voor het cerebellum van de koe, gezien van links achter. De paraflocculus is donker getint. Door middel van onderbroken lijnen is het vezelverloop aangegeven, zooals het zich voordoet nadat de lobulus simplex is losgetrokken in de richting van het branchium pontis. Naast deze vezels vanuit den pons waren ook vezels vanuit het corpus restiforme duidelijk zichtbaar.

Fig. 7 toont ons het menschelijk cerebellum van boven gezien. Het uitwendig oppervlak is grijs. De lobus anterior is verwijderd. Door middel van getrokken en onderbroken lijnen zijn aangegeven de vezels welke zich voordoen bij het losprepareeren van het deel der kleine hersenen, gelegen onmiddellijk achter den sulcus superior anterior, welke vezels verloopende van respectievelijk het corpus restiforme en den pons.

Ook in het macroscopisch waarneembare vezelverloop blijkt dus een groote overeenkomst te bestaan tusschen den lobus quadrangularis posterior en den lobulus simplex der subprimaten.

¹⁾ Op dit belangrijke feit komen wij bij onze bespreking van het cerebellum der Cetaceëen terug.

IV. Wat de verbindingen met den vermis betreft, kan het volgende opgemerkt worden. De lobus quadrangularis posterior hecht zich aan de declive, die tezamen met het folium en het tuber bij den mensch den sublobulus C_1 vormt. Zooals bekend, zijn deze drie onderdeelen bij de subprimaten en de lagere primaten niet te onderscheiden. HALLER ('31) laat nu zien hoe in de reeks der primaten het folium vanuit de diepte van den sulcus praepyramidalis omhoog groeit, later gevolgd door het tuber. Ook de declive neemt in grootte toe. RILEY ('28, '29) geeft eveneens goede figuren van dit gebeuren.

Bij de subprimaten hechten zich de lobulus simplex en de crura in dezelfde volgorde (van rostraal naar caudaal gaande) eveneens aan den lobulus C_1 . De betreffende wormonderdeelen noemen wij hier echter respectievelijk het „vorste, middelste en achterste deel”.

Deze deelen hebben zich hier namelijk nog niet ontwikkeld tot declive, folium en tuber. Wanneer dit echter plaats vindt bij de hogere dieren, blijft één ding van essentiele waarde hetzelfde: de aanhechting van den lobulus simplex en de crura aan den vermis blijft hetzelfde karakter behouden. Dit feit nu meenen wij te mogen gebruiken, bij onze pogingen om tot homologisatie der diverse cerebellumdeelen te komen. Het is echter gewenscht, nu ook bij den mensch de termen „vorste, middelste en achterste deel” te gebruiken.

ZIEHEN ('99), BOLK en RILEY wezen reeds op de verwantschap van den lobulus quadrangularis posterior met het „vorste deel” van den vermis. Wij stemmen hiermede in. De lobulus simplex van de koe en de kat blijkt evenwel ook met dit „vorste deel” in verbinding te staan.

De relatie tot den vermis bevestigt de overeenkomst, die bestaat tusschen den lobus quadrangularis posterior en den lobulus simplex.

V. Een eenigszins afwijkende opvatting vinden wij bij HALLER ('31). Deze auteur onderscheidt, evenals ELLIOT SMITH ('03), aan de hemisferen de area pterioidea of lobus pterioideus, welke als het ware wigvormig tusschen de crura is geschoven. In de reeks der subprimaten en primaten nu neemt deze lob steeds in grootte toe, om zijn meest volmaakt vorm bij den mensch te bereiken en wel als de lobus semilunaris superior. Rostraal van deze lob is volgens HALLER het crus primum te vinden. Blijkens zijn afbeeldingen loopen nu de lamellen van dit crus primum evenwijdig aan die van den lobulus simplex en zij gaan tevens zonder onderbreking over in den vermis. Steunend op deze waarneming be-

schouwt deze auteur den lobus quadrangularis posterior als zijnde samengesteld uit den lobulus simplex en het crus primum.

Wij kunnen deze opvatting van HALLER echter niet deelen en wel op grond van de volgende vier argumenten:

a. Bij het beschouwen van een reeks cerebella van verschillende diersoorten zijn wij tot de overtuiging gekomen dat een aparte lobus pterioideus als een op zichzelf staande lob niet te onderscheiden valt, maar dat de crura tezamen als het ware één lamellenreeks vormen, welke slechts uit hoofde van het verschillende verloop der lamellen in het crus primum en secundum, maar dan ook uitsluitend hierin verdeeld kan worden.

b. Verder beelden wij in plaat III het cerebellum van den makaak af, gezien van dorsaal (fig. 8), en tevens een teekening van het mediaanvlak van dezelfde kleine hersenen (fig. 9, plaat IV). Met behulp hiervan is de lobulus simplex goed te begrenzen. Deze is in beide figuren aangegeven. De lobulus simplex blijkt nu caudaal begrensd te worden door denzelfden sulcus welke zich onmiddellijk rostraal van den zoogenaamden lobus pterioideus bevindt.

Het crus secundum is bij dezen aap gemakkelijk te vinden en wel caudaal van den lobus pterioideus.

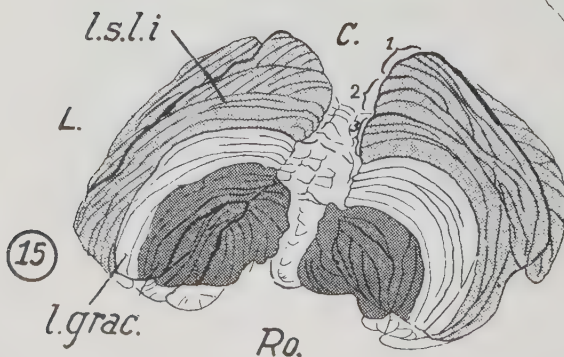
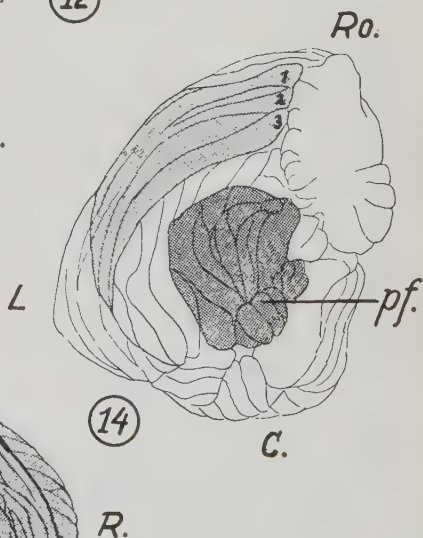
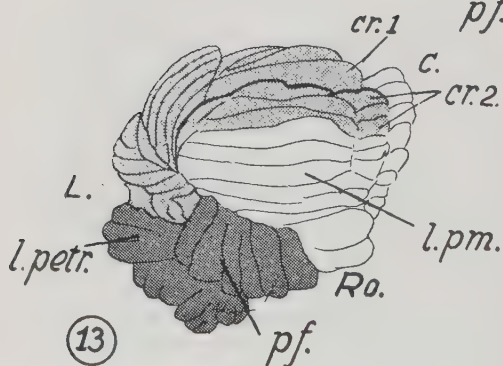
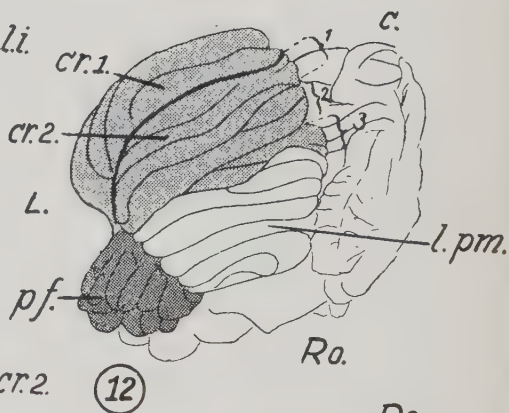
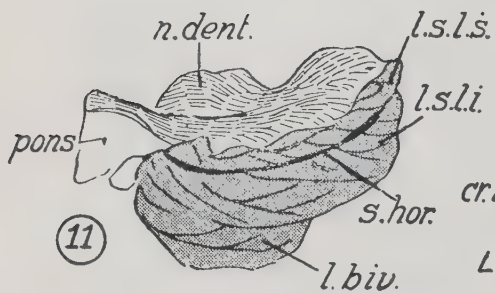
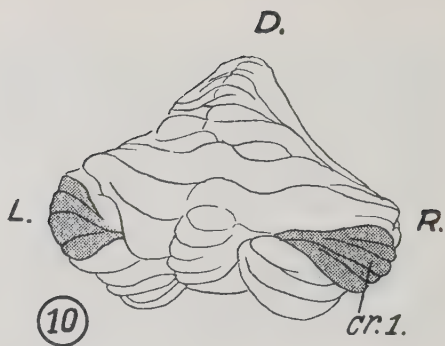
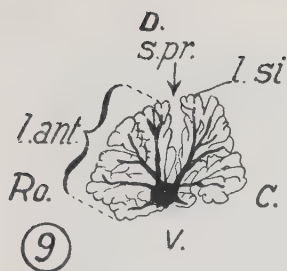
Indien de zienswijze van HALLER nu juist zou zijn, beteekent dit, dat de makaak geen crus primum heeft, aangezien de area pterioidea niet tot dezen lob zou behoren. Dit nu lijkt ons hoogst onwaarschijnlijk.

c. Een aanhaling uit BOLD's „Cerebellum der Säugetiere" mag ons steunen: „Letzter Lappen (de lobus anso-paramedianus) besteht..... weiter aus solchen Lamellen die Ausgang nehmen aus der hinteren Grenzfurche des Lobulus simplex und von da bis zur Fissura parafloccularis verlaufen. Ein Teil der Lamellen erreicht somit den Sulcus paramedianus nicht und diese Lamellen bilden zusammen ein keilförmiges Gebiet dass den Eindruck macht als wäre es von lateral her zwischen Lobulus simplex und Lobulus anso-paramedianus eingeschoben..... Es ist deutlich dass es sich hier um den Effekt einer Volumzunahme und Oberflächenexpansion des Lobulus anso-paramedianus handelt, und diese Oberflächenexpansion ist in einer bestimmten Region des Lappens concentrirt, nämlich lateral und unmittelbar hinter dem Lobulus simplex. Das ist also eine Stelle die mit dem Crus primum anderer Säugetierecerebella übereinstimmen würde."

BOLD is dus geneigd den lobus pterioideus van HALLER als het crus primum te beschouwen en tevens rekent hij de lamellen onmiddellijk rostraal hiervan gelegen tot den lobulus simplex.

d. Tenslotte is ook uit de vele goede figuren in het werk van RILEY vast te stellen, dat de lamellen van het crus primum steeds gemakkelijk van die van den lobulus simplex af te grenzen zijn, daar de richting van gene veel meer van rostraal naar caudaal verloopt dan die van deze.

Op grond van deze argumenten kunnen wij het niet eens zijn met de opvatting van HALLER.



Dank zij de onder I, II, III en IV genoemde punten — het uitwendig aspect, de vertakkingen van den arbor vitae, het macroscopisch waarneembare vezelverloop en de verhouding ten opzichte van den vermis — kunnen wij besluiten, dat de lobulus simplex van den sub-primaat bij den mensch te vinden is als de lobus quadrangularis posterior.

C. *Crus primum.*

I. Fig. 10. (plaat IV) stelt het cerebellum van den makaak voor, gezien van caudaal. De wigvormige lob, door HALLER in navolging van ELLIOT SMITH ('03) als lobus pterioideus betiteld, is hier donker getint. Ook de andere lobben zijn bij den makaak gemakkelijk te begrenzen. (Lobulus simplex, crura, lobus paramedianus).

Zooals HALLER aangeeft is de lobus pterioideus bij vele dieren aanwezig. Ook aan de menschenlijke kleine hersenen vinden wij een lob van deze gestalte, den lobus semilunaris superior (fig. 2). Daar de betreffende lob bij den makaak zonder twijfel het crus primum is, rijst het vermoeden, dat de lobus semilunaris superior van den mensch ook het crus primum zal zijn. RILEY ('28, '29) komt op grond van de rangschikking der lamellen tot dezelfde conclusie.

II. Wanneer wij bij de koe en de kat het crus primum lospreparaeren, zijn de verbindingen met den pons evident. Dit is ook het geval met het ontleden van den lobus semilunaris superior. Figuur 11 beoogt dit duidelijk te maken. Men ziet hier het cerebellum van de linkerzijde. Het uitwendig oppervlak is wederom grijs getint. De dorsale helft van den betreffenden lobus is weggenomen en de bij de ontleding voor den dag komende vezels zijn aangegeven door onderbroken lijnen.

III. De lobus semilunaris superior hecht zich vast aan den sublobulus C_1 van den vermis en wel aan het „middelste deel” hiervan. Dit is ook het geval met het crus primum bij de kat en het rund.

IV. Bij onze beschouwing van den lobulus simplex (B.V.) haalden wij reeds de opvatting van HALLER aan: het crus primum zou bij den mensch opgenomen zijn in den lobus quadrangularis posterior. Zooals tevens boven bleek, kunnen wij met dezen auteur hierin niet meegaan.

INGVAR beschouwt als het *crus primum* den *lobus semilunaris superior*, den *lobus semilunaris inferior* en den *lobulus gracilis*, terwijl hij het *crus secundum* in den *lobulus biventer* zoekt. Ook dit is onzes inziens echter niet juist. Bij de sub-primaten is nl. op te merken, dat beide crura zich aan den *lobulus C₁* hechten. Dit geldt ook voor de *lobi semilunares*, en, ten deele, ook voor den *lobulus gracilis*. Daarnaast heeft echter laatstgenoemde lob een verbinding met de *pyramis*, terwijl de *lobulus biventer* daarentegen in zijn geheel relaties met dit vermisdeel bezit. Dit pleit dus tegen de opvatting van INGVAR. Daarbij komt het volgende: de *lobulus biventer* vormt met de tonsil een éénheid — zie blz. 34 — en deze twee cerebellumdeelen moeten dus steeds tegelijk worden beschouwd. Dat de schrijver dit niet doet is foutief. Het *crus secundum* zou, vanuit zijn standpunt gezien, zoowel den *lobulus biventer* als de tonsil moeten omvatten. Het gevolg is dan echter dat in dit systeem voor den *lobus paramedianus* geen plaats is. Men zou echter ook als volgt kunnen redeneeren: Ik beschouw den *lobus biventer* met het laterale tonsildeel, (deze twee cerebellumdeelen gaan in elkaar over), als het *crus secundum*. Nu is van den *lobus paramedianus* en dit *crus* bekend, dat zij ten nauwste verwant zijn. Uit hoofde van dit feit kan ik mij zeer goed voorstellen dat de *lobus paramedianus* (hier: mediaal tonsildeel) den mergstam in den *arbor vitae* met het *crus secundum* (en wel hier in het bijzonder het laterale tonsildeel) gemeen heeft. En dit is inderdaad het geval". Nu is echter het mediale tonsildeel verbonden met de *uvula* — zie blz. 32 — terwijl straks zal blijken dat de *lobus paramedianus* met de *pyramis* en den *lob C₁* in verbinding staat. Het mediale tonsildeel kan dus niet de *lobus paramedianus* zijn. Verder bleek ons, dat de *lobulus gracilis* een eenigszins aparte plaats inneemt ten opzichte van den *lobus semilunaris inferior*. Op grond hiervan achten wij het onjuist om deze lob tezamen met den *lobus semilunaris inferior* tot één groote, het *crus primum*, samen te vatten.

V. De bespreking van het gedrag van de vertakkingen van den *arbor vitae* zal tezamen geschieden met de beschouwingen van die welke tot het *crus secundum* en den *lobulus paramedianus* behooren. Zie onder *K*.

Op grond van het uitwendig aspect, het macroscopisch waarneembare vezelverloop en de aanhechting aan den vermis, achten wij den lobus semilunaris superior van den mensch derhalve homoloog met het crus primum van den subprimaat.

D. *Crus secundum.*

I. Bij de lagere primaten is het *crus secundum* goed te begrenzen ten opzichte van de naburige lobi (*lobus paramedianus* en het *crus primum*). Het blijkt dan, dat deze lob in drie sublobuli is te splitsen. Vooral aan het mediale deel van het betreffende kleine-hersendeel

is dit evident. Om dit nader te illustreeren verwijzen wij naar de figuren 12 en 13, respectievelijk voorstellende de linkerhelft van de cerebella van den baviaan en den gibbon, gezien van caudo-ventraal. De paraflocculus is in beide afbeeldingen donker, de crura zijn lichter van tint. In figuur 12 is door middel van accolades de onderverdeeling in drieën weergegeven. Dit is ook het geval met het cerebellum van den orang, en wel met die lob, welke grenst aan de ventrale zijde van de wigvormige lob welke wij homologiseerden met het *crus primum* (fig. 14).

Tenslotte doet zich bij den mensch ook de verdeeling in drieën voor met den overeenkomstigen lobus. Figuur 15 beoogt dit duidelijk te maken. Voorgesteld is hier de ventrale zijde van het menschelijk cerebellum. De ons belang inboezemende lob is hier lichtgrijs getint ¹⁾.

II. Bij het macroscopisch onderzoek van de cerebella van de kat en de koe bleek, dat het *crus secundum* een duidelijke vezelverbinding heeft met den pons. Vezels vanuit het corpus restiforme konden niet vastgesteld worden. Bij de ontleding van den lobus semilunaris inferior verkregen wij dezelfde resultaten.

III. Bij ungulaten en carnivoren hecht zich het *crus secundum* aan het „middelste” en het „achterste deel” van den sublobulus *C*₁. Hetzelfde doet zich voor met den menschelijken lobus semilunaris inferior.

IV. RILEY ('28, '29) meent dat het menschelijke *crus secundum* samengesteld is uit den lobus semilunaris inferior en den lobulus gracilis. Hij voegt beide lobben dus samen tot één geheel.

ZIEHEN ('99) is van gelijke opinie. Evenals wij boven aangaven, vermeldt ook deze auteur dat het *crus secundum* in drie gedeelten is te splitsen. Het meest rostrale hiervan — wij beschouwen hier de onderzijde van het cerebellum — is de lobulus gracilis.

Wij kunnen ons met deze meening van ZIEHEN en RILEY niet vereenigen. En wel op grond van het volgende:

- a. Wanneer men den lobus semilunaris inferior beschouwt, kan men, gaande van caudaal naar rostraal drie componenten vinden, welke zich respectievelijk steeds verder naar lateraal uitstrekken. Vervolgens kan men een vierde lob, den

¹⁾ Wanneer men fig. 16 van het embryologische gedeelte beziet, dan blijkt hieruit dat ook reeds bij het menschelijk foetus de samenstelling der lob uit drie componenten evident is.

lobulus gracilis, vrij prepareeren. Hierbij valt echter op, dat dit veel gemakkelijker gaat dan dit bij de andere onderdeelen van den lobus semilunaris inferior het geval was. De sulcus welke zich bevindt tusschen den lobulus gracilis en het meer caudaal gelegen cerebellumdeel is breeder en dieper dan die welke zich tusschen de deelen van den lobus semilunaris inferior onderling bevinden. Op grond hiervan neemt de lobulus gracilis een eenigszins aparte plaats in.

- b. De lobus semilunaris inferior hecht zich aan den sublobulus C_1 , terwijl de lobulus gracilis zoowel met C_1 als met C_2 in verbinding staat (zie G, II).
- c. De lobus semilunaris inferior staat — althans voor zooverre macroscopisch zichtbaar — in verbinding met den pons. De lobulus gracilis daarentegen zoowel met den pons als met het corpus restiforme (zie G, III).
- d. Er zijn dus slechts twee mogelijkheden: óf de lobulus gracilis behoort bij den lobus semilunaris inferior — maar dan is deze lob in vier componenten te splitsen inplaats van in drie zooals ZIEHEN aangeeft, óf de lob moet niet tot den lobus semilunaris inferior gerekend worden. Wij hellen over tot de laatste opvatting en wel op grond van hetgeen wij hierboven mededeelden.

INGVAR ('18) beschouwt als *crus primum* de lobi semilunares en den lobus gracilis, als *crus secundum* den lobus biventer. Wij gingen hier reeds boven op in (C, IV). Deze beschouwing kan ons verder niet voldoen, daar de lobulus gracilis als losstaand van den lobus semilunaris inferior gezien moet worden.

Hetzelfde geldt voor de opinie van HALLER: dat het *crus secundum* bij den mensch is samengesteld uit den lobus semilunaris inferior en den lobulus gracilis.

Op grond van het uitwendig aspect — de onderverdeeling in drieën — het macroscopisch waarneembare vezelverloop en de verbinding met den vermis, achten wij bij den lobus semilunaris inferior homoloog met het crus secundum.

E. *Sulcus intercruralis.*

Gelijk uit C en D volgt, beschouwen wij den sulcus horizontalis magnus van den mensch als het homologon van den sulcus intercruralis. Hiermede deelen wij de meening van RILEY, die tot deze conclusie komt op grond van de vergelijking van vele cerebella van lagere en hogere zoogdieren, waarbij zooveel mogelijk stap voor stap de ontwikkeling van de crura gevolgd werd.

I. De sulcus intercruralis is phylogenetisch jong. Zoo ook de sulcus horizontalis.

Hetgeen LANGELAAN ('19) in dit verband opmerkt is met deze opvatting in overeenstemming: "The two lobuli semilunares give the

impression of forming an entity, which at a comparatively late stage is subdivided by the fissura horizontalis." Niemand zal willen ontkennen dat ook de crura een eenheid vormen: het beschouwen van elk cerebellum dringt deze conclusie naar voren.

II. BOLK beschrijft hoe bij *Hylobates leuciscus*, een gibbonsoort, caudaal van den lobus semilunaris superior een groeve ontstaat, welke het karakter heeft van een interlobaire groeve aangezien lamellen hun oorsprong nemen zoowel op den eenen als op den anderen „oever”. BOLK beschouwt deze groeve als den sulcus horizontalis. Indien nu onze opvatting de juiste is en dus de lobus semilunaris superior werkelijk het crus primum zou zijn, — ook BOLK is tot deze opvatting geneigd — zou zij dus door een interlobaire groeve — in casu de sulcus horizontalis — van de volgende lob — het crus secundum — gescheiden worden. Dit pleit dus voor onze meening aangaande de homologie van den sulcus intercruralis.

Uit de figuren welke HALLER geeft, blijkt zijn sulcus postpterioideus (welke hij bij den mensch sulcus horizontalis noemt) de laterale verlenging te zijn van de groeve, die volgens hem de sulcus intercruralis is. (Uiteraard is de sulcus intercruralis van HALLER zeer kort, het is de sulcus welke gevormd wordt door de enkele lamellen van den lobulus simplex ¹⁾, welke onmiddellijk grenzen aan die van het crus secundum.) Hieruit volgt dat, indien werkelijk de lobus semilunaris superior het crus primum zou zijn, de sulcus horizontalis — ook volgens HALLER — de rol van sulcus intercruralis zou vervullen. Het principieele verschil tusschen de opvattingen van HALLER en die van ons is dus dit: behoort de lobus semilunaris superior tot het crus primum of niet. Boven zetten wij reeds uiteen dat dit onzes inziens wel het geval is. Deze meening vinden wij ook bij verschillende anderen: BOLK, RILEY. Dit beschouwen wij dus als een steun voor onze opvatting betreffende de homologie van den sulcus horizontalis.

Volgens INGVARs theorie zou de sulcus intercruralis moeten voortkomen uit den sulcus praepyramidalis. Immers de lobus biventer — volgens hem het crus secundum — staat in verbinding met de pyramis. De meening van INGVAR kan niet juist zijn, daar bij de subprimaten duidelijk te zien is dat de crura met den lobulus C_1 corresponderen, en dat de sulcus, eventueel voldoende naar mediaan verlengd, deze lob dus moet snijden. De sulcus horizontalis snijdt de lob C_1 zooals de sulcus intercruralis dat doet. Verder zal straks blijken dat de lobus paramedianus zich zoowel aan lob C_1 als aan de pyramis hecht, met andere woorden: de sulcus praepyramidalis wordt lateraal „overbrugd” door den lobus paramedianus. Het is dus onmogelijk dat deze groeve zich verder naar lateraal kan voortzetten. De sulcus intercruralis kan dus niet uit de fissura praepyramidalis ontstaan.

¹⁾ Men herinnere zich dat het crus primum volgens HALLER opgenomen is in den lobulus simplex, terwijl de lobus pterioideus volgens dezen auteur tot geen der crura zou behooren.

Op phylogenetische gronden, en verder op grond van hetgeen de literatuur ons mededeelt, achten wij den sulcus horizontalis homoloog met den sulcus incruralis.

F. *Paraflocculus*.

Wij zullen beginnen met na te gaan in hoeverre de opvatting van BRADLEY ('03, 04, 05), STROUD ('15), ELLIOT SMITH ('03) en INGVAR ('18), dat de paraflocculus van den subprimaat terug te vinden is in den menschenlijken paraflocculus (*Nebenflocculus* HENLE), juist is. Allereerst zullen wij daarom zien, of het mogelijk is dat de paraflocculus met den vermis, en zoo ja, met welke onderdeelen hiervan in verbinding staat.

I. HALLER laat in zijn figuren zien, dat de paraflocculus met de pyramis in verbinding staat.

BOLK twijfelt aan het bestaan van zulk een verbinding die volgens sommigen in den vorm van een mergbandje van het dorsale been van den paraflocculus tot stand zou zijn gebracht. Indien dit mergbandje — de *copula pyramidis* — werkelijk aanwezig zou zijn, dan mag — volgens BOLK — hieraan niet de functie van een verbindingsbrug worden toegekend. De paraflocculus is geheel en al „los” van den vermis.

INGVAR meent, dat de paraflocculus samenhangt met de uvula. In zekeren zin wordt hij hierin gesteund door MARION HINES ('29) die, bij het vogelbekdier, weliswaar de verbinding van de pyramis met den paraflocculus vermeldt (zij het dan ook in eenigszins twijfelende bewoordingen), maar bij de beschrijving van het cerebellum van *Echidna* des te zekerder van de relatie van den paraflocculus met de uvula gewaagt.

Ook RILEY beschrijft in zijn uitgebreide beschouwing steeds de verbinding van den paraflocculus met de uvula.

Hetgeen INGVAR over dit onderwerp vermeldt moet evenwel nader bezien worden. INGVAR ziet het contact van den paraflocculus met den vermis als volgt: de uitloopers van pyramis, uvula en nodulus naar lateraal verliezen zich in het velum medullare posterius. Uit dit velum ontstaan ook de paraflocculus en de flocculus. Uit dit systeem laat INGVAR vervolgens den nodulus en den flocculus weg, aangezien het zeker is dat deze cerebellumdeelen bij elkaar behooren. Verder zegt hij: „Eine direkte Folge der obigen Diskussion! (nodulus en flocculus betreffende) ist, dass der Paraflocculus als der laterale Ausläufer der Uvula betrachtet werden muss”. Deze conclusie achten wij niet juist. Immers: het pyramisaandeel in het velum medullare posterius is hier geheel en al verwaarloosd.

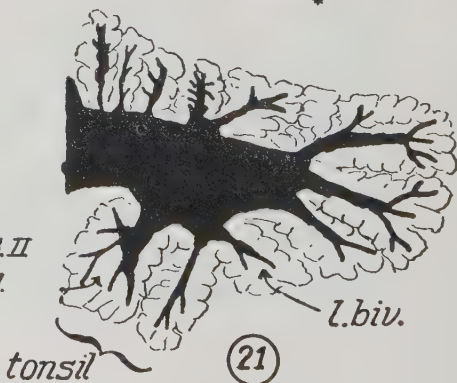
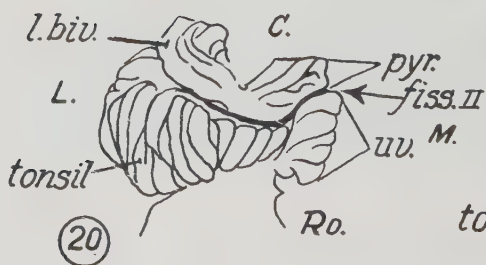
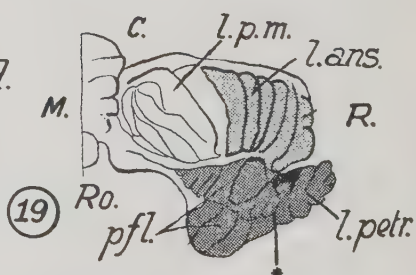
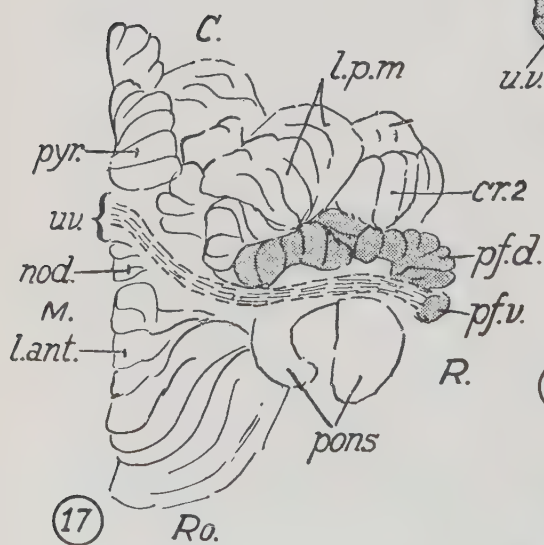
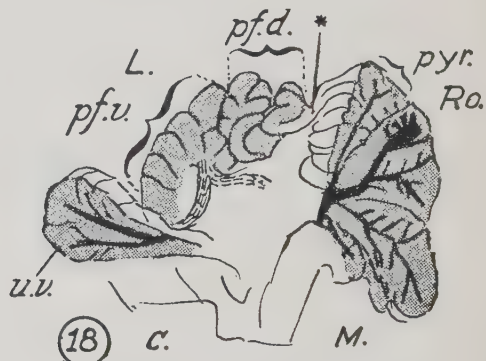
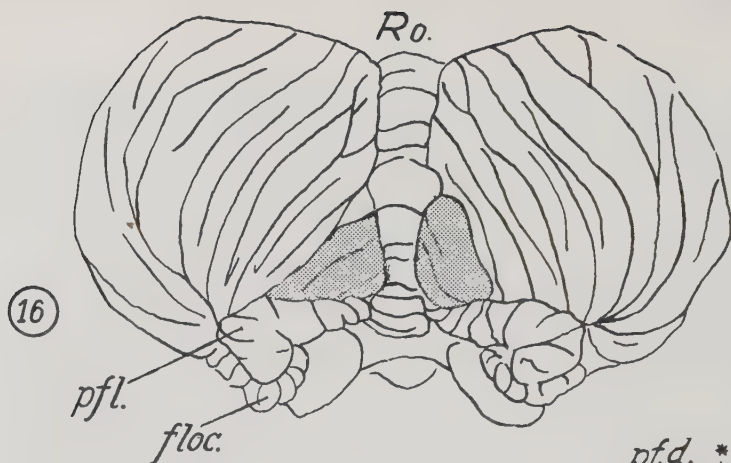
INGVAR argumenteert dit door te wijzen op den toestand bij de vogels. Volgens dezen schrijver is hier de lobulus flocculi SMITH geheel en al terug te vinden in de gedaante zooals dit bij de zoogdieren het geval is. (De lobulus flocculi van ELLIOT SMITH omvat zoowel paraflocculus als flocculus). Deze lobulus

wordt nu — aldus INGVAR — voor zooverre het het paraflocculaire gedeelte betreft, samengesteld uit de laterale uitloopers, zoowel van pyramis als van uvula. Het aandeel van den laatsten lobulus overheerscht echter verre dat van den eersten; het pyramisaandeel speelt een ondergeschikte rol. Dit sluit echter onzes inziens niet uit, dat hier de pyramis toch bijdraagt tot de vorming van den paraflocculus, hij mag dus niet uitgeschakeld worden.

Ook in een ander punt bestaat er een zeer belangrijk verschil in de meening van INGVAR en die van ons: vooruitlopend op hoofdstuk IV willen wij thans reeds vermelden dat naar onze meening de vogels niet in het bezit zijn van een paraflocculus. Weliswaar vindt men hier een zijdelingschen uitwas aan het cerebellum, de z.g. aurikel, en inderdaad is deze samengesteld uit een pyramis-, een uvula-, en een nodulusaandeel — men vergelijkte hiertoe de fig. uit het betreffende hoofdstuk — doch een karakteristiek iets is, dat, gelijk INGVAR heeft aangetoond, wanneer de aurikel van de eene vogelsoort vergeleken met die van de andere in grootte toeneemt, deze groei bewerkstelligd wordt door een meerdere ontwikkeling van het pyramis-, respectievelijk uvula- of nodulusaandeel. Met andere woorden: de groei vindt hier plaats van mediaan naar lateraal. Bij het zoogdier echter vinden wij — zie onder — dat de beenen van den paraflocculus zich juist ontwikkelen van lateraal naar het mediaanvlak toe. In deze gedraagt de aurikel van den vogel zich dus principieel anders dan de betreffende lob van het zoogdier. In dit opzicht mogen paraflocculus en aurikel in geen deelen met elkaar vergeleken worden gelijk INGVAR heeft gedaan.

Het onderzoek van de verbindingen van den paraflocculus met den vermis leerde ons bij de koe het volgende:

De paraflocculus is samengesteld van bouw, bij nadere beschouwing is echter steeds het dorsale been te onderscheiden van het ventrale. Wanneer wij nu het laatstgenoemde been lostrekken in mediane richting, dan laat zich de verbinding vaststellen met de uvula. Figuur 17 (plaat V) geeft hiervan een voorstelling. Het is een tekening van het cerebellum van de koe, gezien van ventraal. De paraflocculus is, voor zooverre nog aanwezig, donker getint. Weggenomen zijn het meest ventrale deel van den lobus paramedianus, de paraflocculus ventralis en de uvula. Toch is duidelijk te zien hoe zich bij het lostrekken van het ventrale been vezels voordoen welke zich begeven naar de plaats waar de uvula was. Dit was ook bij andere exemplaren evident. De verbinding is in onze figuur aangegeven door onderbroken lijnen. Ook in figuur 18 is dit weergegeven. De linkerhelft van de kleine hersenen is hier gezien van medio-ventraal. De paraflocculus en de mediaansnede zijn grijs getint. De uvula is losgetrokken. Door onderbroken lijnen is



weer een vezelband aangegeven, die zich bevindt tusschen dit wormdeel en den paraflocculus ventralis. In deze afbeelding is tevens voorgesteld de relatie van de pars dorsalis paraflocculi met de pyramide: men ziet hoe op de plaats aangeduid door een +, de lamellen van den paraflocculus zich voortzetten in die van dit vermisonderdeel. Reeds eerder was vermeld door BRADLEY ('05), LARSELL en DOW ('35), LARSELL ('36) en MUSSEN ('27), dat de paraflocculus zoowel met de pyramis als met de uvula in verbinding staat. Wij kunnen bovengenoemde auteus hierin dus geheel en al bijvallen.

Van belang is nu de vraag, of de copula pyramidis de functie van een verbindingsbrug heeft of niet. Inderdaad is het dorsale been van den paraflocculus soms door een enkel mergbandje met de pyramis verbonden (de z.g. copula pyramidis). Aan het cerebellum van Cebus, het zijdeaapje, liet zich evenwel vaststellen, dat deze mergband voor ongeveer de helft met lamellen is bezet. Deze lamellen worden mediaanwaarts steeds kleiner. Men zie hiertoe figuur 19. De paraflocculus is hier donker getint, de crura zijn grijs. Bij den gibbon was daarentegen de mergband geheel met lamellen bezet; die, welke zich vlak bij de pyramis bevonden, waren aanzienlijk kleiner dan die, welke zich meer lateraal bevonden. Wij kregen sterk den indruk dat bij dit dier de paraflocculus dorsalis als het ware hypertrophieert, en dat dit tot uitdrukking komt in den lamellengroei langs de copula. Nu is uit het dierexperiment gebleken dat de paraflocculus te maken heeft met den spiertonus in de extremiteiten¹). Daarnaast toonden HORSLEY tezamen met MACNALTY ('09) alsmede INGVAR ('18) aan, dat spinocerebellaire vezels uit C_1-C_4 , C_5-Th_1 , en uit L_3-S_2 o.a. in de pyramis eindigen. Wij achten het nu waarschijnlijk dat de lamellengroei zich voordoet onder neurobiotactische invloeden welke den paraflocculus dorsalis vanuit de pyramis toestroomen. Indien dit echter het geval is, dan moet aan de copula zeker de rol van verbindingsbrug toegeschreven worden.

Onzes inziens is de meening van BOLK dus onjuist. Hieruit volgt tevens dat de paraflocculus ten nauwste met de pyramis samenhangt. Dit kan men mede onderstreept achten door de meening van

¹) Men vergelijke hiervoor de proeven van TEN CATE, (zie ook hoofdstuk VI).

BRADLEY, dat het dorsale been van den paraflocculus is vervangen door het vergrootte hemisferendeel van de pyramis.

Bij het onderzoek der kleine hersenen van de kat bleek verder, dat de verbinding van den paraflocculus ventralis (d.i. het ventrale been van deze lob) met de uvula niet zoo duidelijk is als die van het dorsale been met de pyramis. Een directe overgang van de lamellen van het wormonderdeel in het ventrale been doet zich hier niet voor. — Dat deze verbinding niet zoo evident is kan verder volgen uit het feit, dat het ventrale been minder sterk ontwikkeld, en dus steeds kleiner is dan het dorsale.

Resumeerend achten wij het voor bewezen, dat de paraflocculus zoowel met de pyramis als met de uvula in verbinding staat ¹⁾.

II. Thans zullen wij de relaties van den menschelijken paraflocculus (Nebenflocculus HENLE) ten opzichte van den vermis beschouwen.

INGVAR geeft aan hoe, in embryonalen toestand, bij den mensch het orgaantje verbonden is met de uvula. Later gaat de steel van den nevenflocculus over in het velum medullare posterius.

LANGELAAN ('19) vermeldt, hoe ten gevolge van drukatrofie, veroorzaakt door de zich ontwikkelende hemisfeer, een deel van den oorspronkelijken lobus uvulo-tonsillaris verdwijnt. Slechts de menschelijke paraflocculus blijft hiervan over. Hieruit volgt dat dan de verbinding met de uvula natuurlijk lastig te zien is. Wij zijn echter geneigd aan te nemen dat in principe de bovengenoemde relatie blijft bestaan.

¹⁾ Een mogelijk argument ten gunste van deze theorie kan oogenschoonlijk gevonden worden in hetgeen INGVAR vermeldt over de aurikel van de vogels (zie boven). Hij geeft n.l. aan dat het aandeel waarmee respectievelijk pyramis en uvula aan de vorming van de aurikel deelnemen, aan variatie onderhevig is. Nu eens overheerscht het „uvula-aandeel”, dan weer treedt de pyramis meer op den voorgrond. Dit doet denken aan de variatie in grootte van het dorsale en het ventrale been van den paraflocculus zooals dit bij de zoogdieren op te merken valt. Hierbij doet zich echter een moeilijkheid voor: tal van factoren pleiten zoozeer voor het neocerebellaire karakter van de laatstgenoemde lob, dat hieraan nauwelijks meer getwijfeld kan worden. Het voorkomen bij de vogels echter zou een aanwijzing zijn voor het behooren van den paraflocculus tot het paleocerebellum. Volgens de meeste onderzoekers heeft zich echter bij de vogels het neocerebellaire deel nog niet ontwikkeld, ook wij zijn deze meening toegedaan (zie hoofdstuk IV).

De meening van JACOB ('28) wijkt niet ver af van die van INGVAR. Hij beschouwt den nevenflocculus als samen te hangen met den nodulus. Dit kan dan niet anders geschieden dan door middel van het velum medullare posterius. MUSSEN ('30) vermeldt de connectie met de tonsil.

Oorspronkelijk waren wij van meening dat de Nebenflocculus HENLE in connectie staat met het mediale tonsildeel. Volkomen zeker was dit echter niet, daar het betreffende gebied uiterst moeilijk te overzien is. Met het oog hierop hebben wij vervolgens eenige microscopische preparaten onderzocht over welk onderzoek het volgende mede te deelen is:

De seriecoupes van het cerebellum van een menschelijk foetus ter lengte van 26 cm. leerden ons dat de schorsrijping van den Nebenflocculus HENLE parallel gaat aan die van den flocculus.

Uit de myelinisatiepreparaten van de menschelijke kleine hersenen bleek dat de mergrijping van flocculus en Nebenflocculus steeds even ver gevorderd was. Bovendien zagen wij een goed gemyeliniseerden vezelbundel zich van de eene naar de andere lob begeven (zie ook BROUWER en COENEN, '21).

Dit onderzoek bewijst ons dat de Nebenflocculus inderdaad phylogenetisch oud is, gelijk men algemeen in de literatuur vermeld vindt. Doch ook wordt waarschijnlijk dat beide lobi bij elkaar hooren; evident was dit b.v. in bovengenoemde schorsrijpingspreparaten, alwaar te zien was dat de Nebenflocculus zijn aanhechtingsplaats had aan den flocculussteel. Tenslotte verwijzen wij den lezer naar achterstaande textfiguur, welke het menschelijk cerebellum voorstelt, gezien van ventraal. De lamellen van den Nebenflocculus HENLE loopten hier geheel en al evenwijdig met die van den flocculus. Het was moeilijk om beide van elkaar te scheiden, beide vormden als het ware een geheel. *Bij het afprepareeren bleek ook hier dat de Nebenflocculus zijn oorsprong op den flocculussteel had.*

De nevenflocculus mag dus niet gehomologiseerd worden met den paraflocculus van de lagere dieren.

III. Thans zullen wij de verhouding van de tonsil tot den vermis nagaan.

Velen (FLATEAU en JACOBSON ('99), ZIEHEN ('99), ELLIOT SMITH ('03), HOCHSTELLER ('25), MUSSEN ('30), MARBURG ('23),

GOLDSTEIN ('27), RILEY ('28, '29) wijzen er op, dat de tonsil met de uvula in verbinding staat. Wij kunnen deze auteurs hierin slechts bijstaan.

Dit wordt nader geaccentueerd door het verloop van de fissura secunda welke, naar lateraal verlengd, volgens de opgaven van ELLIOT SMITH, INGVAR en JACOB zich bevindt tusschen de tonsil en den lobus biventer. Wij verwijzen hiertoe naar figuur 20,

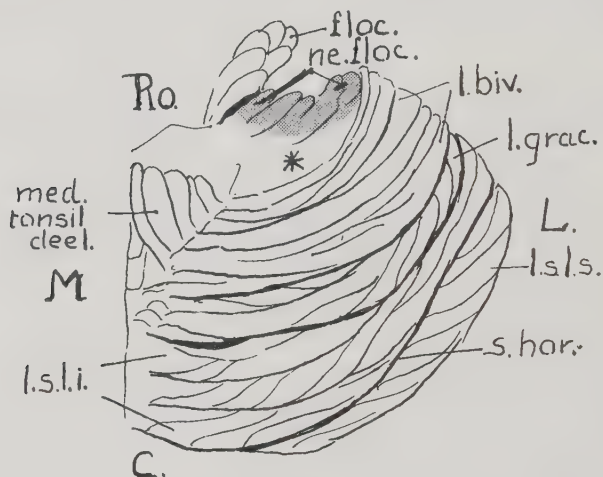


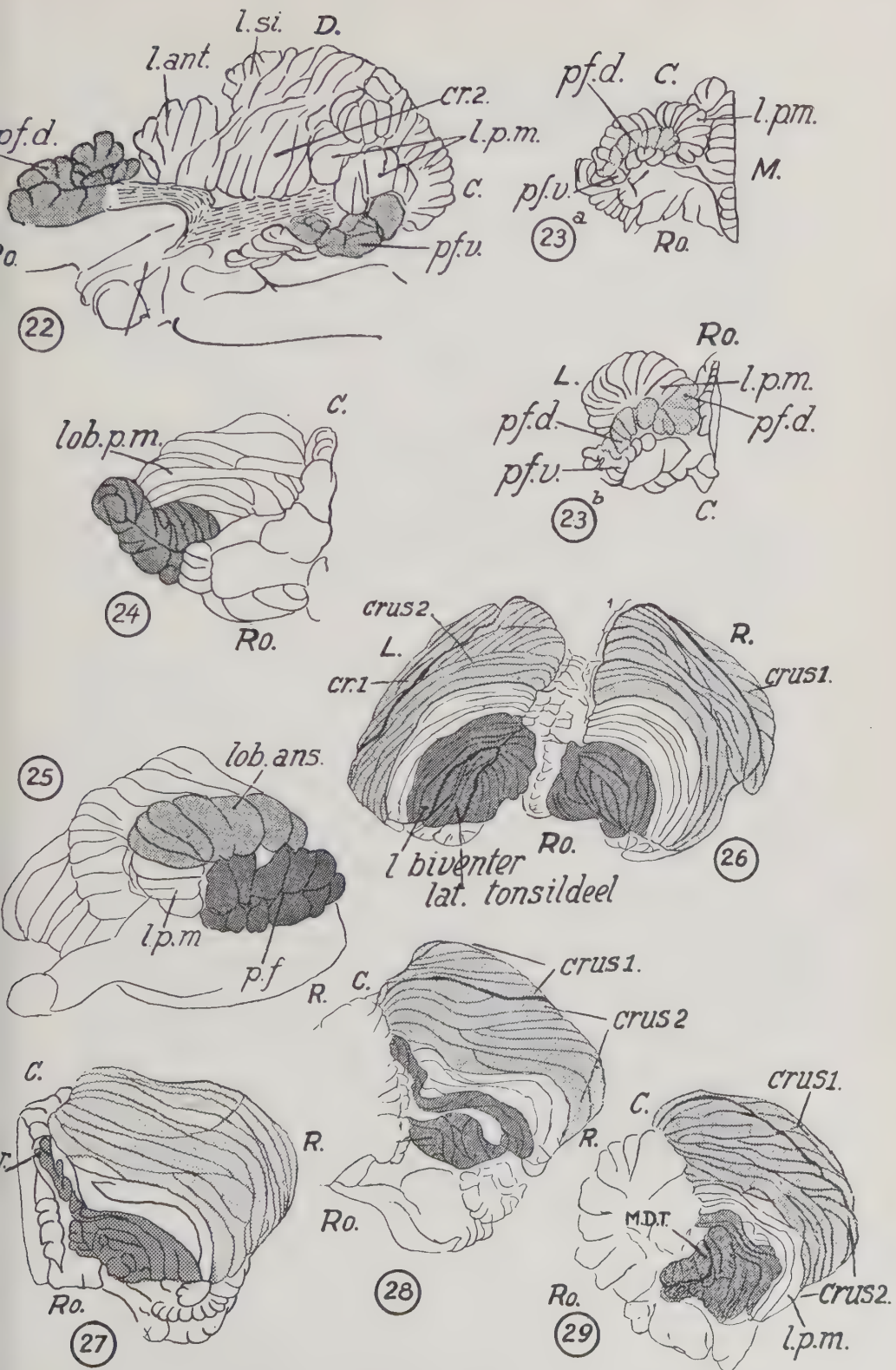
Fig. 4.

Linker helft van het cerebellum van den mensch, gezien van ventraal. Het laterale tonsildeel is verwijderd (de oorspronkelijke plaats is aangegeven door een *).

een teekening van het achterste deel van de linkerhelft van het menschelijk cerebellum, gezien van caudaal. De betreffende groeve is door een dikkere lijn aangegeven.

Ondanks het feit dat INGVAR, JACOB en LANGELAAN bij volwassen individuen de verbinding van de tonsil met de uvula ontkennen, kunnen wij met groote zekerheid aannemen dat deze auteurs hier onjuiste inzichten hebben. De verbinding is nl. te zien in den vorm van lamellen welke van het mediale tonsildeel overgaan in die van het betreffende vermisonderdeel. ZIEHEN geeft hiervan een uitvoerige beschrijving. Deze lamellen liggen in de diepte van de groeve welke uvula en tonsil scheidt.

Resumeerend kunnen wij dus zeggen, dat in ieder geval het mediale tonsildeel in relatie staat met de uvula.



IV. ZIEHEN vermeldt dat de lamellen van de tonsil zich aansluiten aan die van den lobus biventer. INGVAR en MUSSEN zijn ook deze meening toegedaan.

Ook onzes inziens vormen de tonsil en de lobus biventer een eenheid. Behalve dat er een overgang van lamellen van de eene lob in de andere is vast te stellen, volgt deze verwantschap uit het gedrag der vertakkingen van den arbor vitae. Men zie hiertoe figuur 21. voorstellende een transversale coupe door de menschelijke kleine hersenen. Het merg is zwart gekleurd. De mergvertakkingen, behoorrende tot de tonsil en den lobus biventer, ontspringen vanuit één gemeenschappelijken stam.

De tonsil vormt met den lobus biventer een éénheid. Zij moeten dus steeds tezamen worden beschouwd.

V. Wat nu betreft de verbinding van den lobus biventer met den vermis: behalve INGVAR is men het er algemeen over eens dat de lob met de pyramis in connectie staat. Soms echter ontwikkelt deze verbinding zich in de witte stof tengevolge waarvan zij niet steeds even duidelijk is ¹⁾).

Wanneer wij thans datgene wat onder III, IV en V besproken is, samenvatten dan kunnen wij zeggen dat de tonsil en de lobus biventer één lob vormen welke eenerzijds met de uvula en anderzijds met de pyramis samenhangt. Onder I bleek, dat de paraflocculus met dezelfde vermisonderdeelen in samenhang is.

Deze overeenkomst tusschen de tonsil en lobus biventer met den paraflocculus van den subprimaat is een sterke aanwijzing, dat beide kleine hersenonderdeelen homoloog zijn.

VI. Wat de verbindingen van den paraflocculus betreft met den pons: Met behulp van de pluistechniek konden slechts vezels vanuit dit deel van het centrale zenuwstelsel naar het dorsale been vastgesteld worden. Men zie hiertoe figuur 22, plaat VI, welke het cerebellum van de koe voorstelt, gezien van links. De paraflocculus is donker getint. Het dorsale been is losgetrokken. Door onderbroken lijnen zijn de vezelverbindingen met den pons aangegeven.

¹⁾ MARBURG ('23) beschrijft de verbinding van het laterale tonsildeel met de pyramis. Deze betrekking hebben wij niet kunnen constateeren. In verband met hetgeen wij boven beschreven (zie IV) achten wij dit feit echter geenszins onmogelijk.

Vezels vanuit het corpus restiforme waren noch in den paraflocculus dorsalis, noch in het ventrale been van deze lob aan te toonen.

De lobus biventer bleek daarentegen zoowel uit den pons als uit het corpus restiforme prikkels te ontvangen.

Dit was ook het geval met het laterale tonsildeel (hetwelk de directe voortzetting van den lobus biventer is).

Het mediale tonsildeel had macroscopisch noch met den pons, noch met het corpus restiforme een vezelverbinding. Hier vinden wij dus voor zooverre het den lobus biventer betreft eenig verschil.

VIIa. Gedurende de phylogenetische ontwikkeling hebben de lamellen van het dorsale been van den paraflocculus de neiging, evenwijdig te gaan groeien met die van den lobus ansoparamedianus. (Hieronder verstaan wij de lob welke de crura en den lobus paramedianus oogenschijnlijk tezamen vormen.)

b. Daarnaast is een lamellengroei vast te stellen — reeds boven wezen wij hierop — welke mediaanwaarts langs de copula pyramidis plaats vindt.

Ad.a. De neiging van de lamellen om van groeirichting te veranderen gedurende de phylogenetische ontwikkeling, mag duidelijk gemaakt worden door het volgende: Wanneer men figuur 23 a beziet dan blijkt, dat de lamellen van den paraflocculus dorsalis bij dit dier, de hond, aan het mediane einde een groeirichting hebben welke ongeveer loodrecht staat op die welke de lamellen van den lobus paramedianus bezitten. Bij den berberaap evenwel — figuur 23 b — hebben de zich meest mediaan bevindende lamellen een richting aangenomen welke ongeveer dezelfde is als die van de lamellen van den lobus paramedianus. Ook figuur 24, de linkerhelft van het cerebellum van den slingeraap voorstellend, toont dit zeer duidelijk. Aan de andere helft van deze kleine hersenen was dit trouwens nog meer uitgesproken: de zich aan de mediaanzijde van den paraflocculus dorsalis bevindende lamellen liepen daar geheel en al evenwijdig met die van den lobus paramedianus.

Deze neiging tot veranderde groeirichting schrijven wij toe aan drie factoren: 1e. den druk, uitgeoefend door de zich in sterke mate ontwikkelende crura; 2e. een gevolg van prikkels welke den paraflocculus vanuit den vermis toestroomden. In hoofdstuk V, (men zie ook blz. 29), komen wij op deze mogelijkheid nog terug. En

3e, aan de ontwikkeling van den paraflocculus zelf waarbij, door ruimtebeperking, de zich ontwikkelende lamellen een anderen stand zullen aannemen.

Ad.b. Bij de kat is waar te nemen, hoe de lamellenketen van het dorsale been plotseling eindigt en zich voortzet in het mergbandje naar de pyramis.

Anders is de situatie bij *Cebus*, zooals uit figuur 19 blijkt. Hier zien wij n.l. dat de copula bezet wordt door lamellen welke mediaanwaarts steeds kleiner worden. Zeer duidelijk b.v. is dit ook het geval bij de cerebella van den baviaan en van den gibbon. Bij het laatste dier is de copula geheel en al met lamellen bezet, welke mediaanwaarts steeds kleiner werden.

VIII. Gedurende de phylogenetische ontwikkeling is verder waar te nemen, dat de paraflocculus door den zich ontwikkelenden lobus ansoparamedianus naar mediaan verdrongen wordt, en mede tengevolge daarvan van gestalte verandert. De volgende figuren mogen dit toelichten: In figuur 25 is de paraflocculus donker getint. Bij dit dier — *Macacus sinicus*, de makaak — omvat de lob dus als het ware de hemisfeer.

Bij den baviaan — figuur 12 plaat IV — hebben zich de crura en de lobus paramedianus verder ontwikkeld en den paraflocculus naar ventraal en mediaan gedrongen. Dit mag besloten worden uit 1e. dat nu deze lob zich niet het meest lateraal bevindt zooals bij het vorige voorbeeld en uit 2e. dat de vorm van den paraflocculus kort en gedrongen is en niet meer een lange lamellenketen zooals wij dat b.v. bij makaak en kat kennen. Bij den gibbon — figuur 13 — is hetzelfde op te merken.

Ook bij het zijdeaapje, figuur 19, plaat V, is de paraflocculus naar mediaan gedrongen. De lobus ansoparamedianus strekt zich ook hier verder lateraalwaarts uit dan den eerstgenoemden lob ¹⁾.

IX. Wanneer wij de punten, genoemd onder VII en VIII, samenvatten, dan kan gezegd worden dat:

¹⁾ Bij het bezien van deze figuur bedenke men, dat het laterale einde van den paraflocculus, d.w.z.: de plaats waar het dorsale been ombuigt in het ventrale, aangegeven wordt door een +. Schijnbaar strekt zich de lob verder naar lateraal uit. Dit wordt evenwel veroorzaakt door den lobulus petrosus (het aangel van het ventrale been).

- 1e. *De lamellen van het dorsale been van den paraflocculus de neiging hebben evenwijdig te gaan groeien met die van den lobus ansoparamedianus.*
- 2e. *Gedurende de phylogenetische ontwikkeling vindt een lamellengroei naar mediaan plaats langs de copula pyramidis.*
- 3e. *Gedurende de phylogenetische ontwikkeling wordt de paraflocculus naar mediaan gedrongen.*
- 4e. *Ten gevolge van deze verdringing verandert de lob van gestalte.*

Onder I en II toonden wij verder aan dat de menselijke nevenflocculus van HENLE niet gehomologiseerd mag worden met den paraflocculus van den subprimaat. Tevens wezen wij op de overeenkomst wat betreft de verbindingen met den vermis tusschen deze laatste lob en den lobus biventer tezamen met de tonsil.

Wij willen dus thans nagaan in hoeverre de lobus biventer en de tonsil voldoen aan de onder van 1 tot 4 genoemde voorwaarden.

Ad.1e. De lamellen van den lobus biventer en van het laterale tonsildeel verlopen evenwijdig met die van de crura. Men zie hiertoe figuur 26 (Plaat VI), welke voorstelt de menselijke kleine hersenen, gezien van ventraal. De lobus biventer en de tonsil zijn donker getint, de lobus semilunaris inferior — onzes inziens het crus secundum — is grijs. De lamellen van deze hebben dezelfde richting als die van gene.

Ad.2e. De lobus biventer staat met de pyramis in verbinding. Niet altijd is deze verbinding even duidelijk. Soms ontwikkelt zij zich in de witte stof. Men kan hier dus zeker spreken van een in de verschillende gevallen min of meer ontwikkelden groei.

Dit is ook evident bij de vergelijking van de figuren 27 en 28, beide voorstellende de rechterhelft van het cerebellum van den chimpansee, gezien van ventraal. In het eerste geval bestaat de verbinding met de pyramis uit eenige korte lamellen welke nog niet een aaneengesloten geheel vormen, in het tweede geval heeft zich blijkbaar een verdere ontwikkeling voorgedaan, tengevolge waarvan een aaneensluiting van de lamellen is bewerkstelligd.

Deze ontwikkeling vindt het hoogtepunt in die bij den mensch (fig. 29). De verbinding met de pyramide bestaat hier uit eenige forsche lamellen, welke aldus een band vormen. Deze band ver-

breedt zich lateraalwaarts door de ontwikkeling van het laterale tonsildeel. Wij zien dus een tendentie van de lamellen van het dorsale been om naar de pyramis te groeien, en tegelijk om dezelfde richting aan te nemen als de lamellen welke tot dezen sublobulus behoren¹⁾).

Wij meenen aan den anderen kant evenwel ook een groei van de lamellen van het mediale tonsildeel naar de uvula te mogen vaststellen: Zooals uit fig. 20 (Plaat V) blijkt, hebben de lamellen, welke zich het dichtst bij de tonsil bevinden, maar tevens reeds deel uitmaken van de verbindingsbrug naar de uvula, dezelfde richting als de lamellen welke meer in engeren zin tot de tonsil behoreen. Meer uvulawaarts verandert echter deze richting, en tenslotte is hun richting dezelfde als die welke de lamellen van de uvula zelf bezitten. Men merkt hierin de analogie op met het groeiproces van den paraflocculus dorsalis naar de pyramis. Indien nu de groei-richting andersom zou zijn, dan zou men het omgekeerde verwachten, n.l. dat de lamellen eerst vlak bij de tonsil de richting van de tot die lob behorende lamellen zouden aannemen.

Mogelijk staat de groei naar de pyramis en de uvula in verband met de aanwezigheid van spinocerebellaire vezels in deze vermisonderdeelen.

Ad.3e. Het is bekend, dat de tonsil oorspronkelijk een laterale positie inneemt, maar tengevolge van de ontwikkeling van de rest der hemisferen naar mediaan gedrongen wordt. (Men vergelijk ook de diverse, op dit gebeuren betrekking hebbende, figuren van hoofdstuk II).

Ad.4e. MARBURG ('23) vermeldt dat de positie van de tonsil niet steeds dezelfde is. Zij is vaak om haar as gedraaid, zoowel om een verticale als om een sagittale as. Hierin zien wij de uiting van een groeiproces in een beperkte ruimte, tengevolge waarvan dus vervorming optreedt. Verder verwijzen wij naar de figuren 12, 13, 14, 16 en 22 van ons embryologische gedeelte, waaruit ten duidelijkste blijkt, dat de tonsil eerst een laterale positie inneemt, vervolgens naar mediaan verdrongen wordt en tegelijkertijd van vorm verandert.

Wij zien dus dat de lob, gevormd door den lobus biventer en de tonsil, voldoet aan de vier punten welke bij de beschouwing van den

¹⁾ Deze richting is dezelfde als die van de lamellen van de crura.

paraflocculus van den subprimaat zoo op den voorgrond treden. Hierin zien wij een steun voor onze opvatting, dat beide cerebellum-onderdeelen homoloog zijn.

BRADLEY ('05) vermeldt, dat de paraflocculus dorsalis bij den mensch vervangen is door het vergrootte hemisferendeel van lobulus D_1 (= pyramis). Ook dit achten wij een argument ten gunste van onze meening zooals wij die boven uiteenzetten.

Wat betreft de veranderde richting van den lamellengroei, is bij BOLK de volgende aanwijzing te vinden: „De zoo goed af te grenzen paraflocculus van de overige zoogdieren wordt bij de apen in de „Hinterklappen” van het cerebellum opgenomen, zoodat ook nog een deel van de onmiddellijk naast den lobus medianus posterior liggende lamellen als bij de tonsil behoorend gerekend moeten worden”. Ook dit past geheel in het kader van onze opvatting.

BOLK vermeldt verder, dat de paraflocculus onderhevig is geweest aan progressieve en regressieve invloeden. Mogelijk is dit mede oorzaak dat in het eene geval de verbinding van de tonsil en den lobus biventer met den vermis duidelijker zijn dan in het andere.

LANGELAAN ('19) deelt tenslotte mede, dat de tonsil tegelijk met de pyramis sterk in grootte toeneemt, tevens echter dat deze groei onafhankelijk van dien van de uvula plaats vindt. Dit laatste feit past niet zeer goed in ons systeem. Mogelijk brengen hier de physiologie en het microscopisch onderzoek van het vezelverloop de oplossing. Deze kwestie vereischt een nader onderzoek.

BOLK gelooft den paraflocculus bij den mensch terug te vinden in de tonsil en misschien in den lobus biventer. Onzes inziens geeft hij dit laatste niet duidelijk aan, hij spreekt steeds over de tonsil alleen. Slechts op één plaats noemt hij ook den lobus biventer in dit verband.

Langs vergelijkend anatomischen weg komt hij verder tot de conclusie, dat de paraflocculus opgenomen wordt in de hemisfeer en dat het dorsale been tot tonsil wordt, terwijl het ventrale been een reductie ondergaat, tengevolge waarvan tenslotte slechts de lobulus petrosus blijft bestaan. Dezen lobulus petrosus vinden wij dan terug als den nevenflocculus.

Tegen deze redeneering meenen wij het volgende in te moeten brengen:

a. De tonsil moet steeds tezamen met den lobus biventer worden beschouwd. Dat beide lobben een eenheid vormen blijkt ten duidelijkste uit den vorm van den arbor vitae en het gedrag der lamellen. Dat BOLK de tonsil alléén in zijn beschouwing opneemt achten wij dus niet juist. Zooals gezegd noemt deze schrijver op een plaats wel den lobus biventer, doch verder spreekt hij in dit verband slechts over de tonsil. Indien hij echter den lobus biventer ook tot den paraflocculus rekent, kent hij dit cerebellumdeel een zeer ondergeschikte beteekenis toe, hetgeen met onze opvatting in strijd is, daar wij den lobus biventer juist als een essentieel onderdeel van den paraflocculus beschouwen. Men denke slechts aan de verbinding met de pyramis.

2. Het ventrale been ondergaat onzes inziens geen reductie, doch juist het tegengestelde, het neemt in grootte toe. Deze veronderstelling fundeeren wij op

den lamellengroei die zich ontwikkelt tusschen de tonsil eener- en de uvula anderzijds. Boven bespraken wij dit uitvoerig. Verder wijzen wij op het feit dat de tonsil van de hemisfeer afkomstig is. Aan deze hemisfeer nu is in de reeks der zoogdieren een sterke groei te bespeuren, een groei welke culmineert in dien bij den mensch. De geheele hemisfeer doet hieraan mee, met name ook de lobus biventer (deel uitmakend van den paraflocculus dorsalis). Wij achten het dus zeer onwaarschijnlijk dat van deze algemeene ontwikkeling alleen de tonsil (welk onderdeel mede den paraflocculus ventralis vormt) uitgesloten zou zijn.

Voor het antwoord op de vraag of de nevenflocculus al dan niet als lobulus petrosus beschouwd moet worden, zie men onder H.

Ofschoon wij uiteindelijk tot nagenoeg dezelfde conclusie, de homologie van den paraflocculus betreffende, komen als BOLK, blijkt dus, dat onze opvatting van die van laatstgenoemden auteur op enkele principieele punten afwijkt. Het probleem is zeer ingewikkeld. Een nadere oplossing moet echter niet op vergelijkend anatomisch gebied gezocht worden. Mogelijk brengt het embryologisch onderzoek, gepaard met een microscopisch onderzoek van belangrijke deelen van het cerebellum (wij denken hier aan den overgang van vezels van de pyramis in den lobus biventer, aan het bestaan waarvan door sommigen getwijfeld wordt), de oplossing.

Wij willen thans nog in het kort de meening van eenige andere auteurs aan een beschouwing onderwerpen.

RILEY beschouwt alleen de tonsil als het homologon van den paraflocculus. Voor wat betreft onze visie hierop, zie men hetgeen wij boven mededeelden.

HALLER meent, dat de tonsil bestaat uit den lobus paramedianus en den paraflocculus. De motiveering meenen wij het best in zijn eigen woorden te kunnen weergeven:

„Die Furchen des Paraflocculus und des im Winkel zwischen Wurm und mediales Paraflocculusanteil liegende Hämisfärenstückes gehen eigentümlich fächerförmig auseinander. Die Furche die die beiden Anteilen trennt ist das mediale Ende des Sulcus parafloccularis. Man kann sich nun sehr gut vorstellen, dass bei noch stärkerer Vergrößerung des Hämisfären, der Paraflocculus nach medial und in die Vallecula verschoben wird, und zwar derart, dass er als Wulst dem Wurm parallel liegt. Das Winkelstück des Hämisfären zwischen Wurm und Paraflocculus richtet sich gleichfalls auf, und damit ist ein Gebilde entstanden das wir Flocculus nennen.

Nun ist es auch verständlich, warum der Paraflocculus immer aus zwei Teilen, ein mediales und ein laterales besteht: der Mediale ist der Rest der ursprünglichen Lobus Parafloccularis, der Laterale ist ein Teil der Hämisfären, ein Teil der ursprünglichen Lobus Paramedianus.”

Hierop meenen wij de volgende critiek te mogen leveren:

1. Wij kunnen ons moeilijk voorstellen, dat bij den groei der hemisferen het deel hiervan dat zich bevindt in den hoek gevormd door den paraflocculus en den vermis, zich zal gaan oprichten, daar de paraflocculus weggedrongen wordt (zie fig. 16, plaat V).

2. HALLER zegt, dat de flocculus ontstaat uit het opgerichte deel der hemisferen. Even verder evenwel vermeldt deze schrijver dat van de tonsil (?) het laterale deel een deel van de hemisfeer is en dat het meer in het bijzonder tot den lobus paramedianus behoort. Dit nu kunnen wij, mede aan de hand van de figuren welke HALLER geeft, slechts zoo opvatten, dat met dit gedeelte van den oorspronkelijken lobus paramedianus bedoeld is het bovengenoemde hemisferendeel. Tusschen deze twee alinea's bestaat dus een groote tegenstrijdigheid.

3. De flocculus heeft niets met de hemisfeer of lobulus paramedianus te maken, zooals de woorden van HALLER ons zouden doen vermoeden. De laatstgenoemde lobi maken deel uit van het neocerebellum. De flocculus daarentegen behoort tot den lobulus flocculo-nodularis. Dit wil dus zeggen, dat de flocculus reeds bestaat als van een hemisfeer of lobus paramedianus nog geen sprake is.

4. Dat tenslotte slechts in de mediale helft van de tonsil de paraflocculus te vinden zou zijn, ontkennen wij op grond van het feit dat steeds — een enkel geval uitgezonderd — de paraflocculus uit twee deelen bestaat. Dit is zeker bij alle apen tot en met *Hylobates* het geval. Wij zien niet in waarom bij de anthropoïde apen en den mensch van dezen regel afgeweken zou zijn. Dit komt ons wel zeer onwaarschijnlijk voor. En dit wordt nader geaccentueerd door den geconstateerden groei van de beenen van den paraflocculus naar de pyramis en de uvula.

Onzes inziens is dus de opinie van HALLER niet juist.

INGVAR ('18) en JACOB ('28) meenen, dat de tonsil bij den mensch door den lobus paramedianus vertegenwoordigd wordt. Dit kan niet juist zijn, daar de tonsil tot de uvula behoort, en de lobus paramedianus tot de pyramis en den sublobulus C_1 (zie verder onder G).

Tot steun zijner opvatting zegt INGVAR nog het volgende:

„.....wenn der Lobus biventer eine umgewandelte Copula pyramidis wäre, dasz zu erwarten wäre, dasz die Lamellen dieser Lobulus sich lateralwärts mit dem Nebenflocculus — die volgens den schrijver homoloog is met den paraflocculus — verbinden sollten. Eine solche Verbindung ist nirgends zu finden". Inderdaad is dit het geval. Leest men echter in plaats van „Nebenflocculus", tonsil — welke onzes inziens een belangrijk deel uitmaakt van den paraflocculus BRADLEY — dan is dit argument zeker voor ons van waarde.

MUSSEN ('30) vindt op grond van prikkelproeven, dat de tonsil niet gelijkwaardig is aan den paraflocculus.

Wij staan evenwel twijfelachtig tegenover het appliceren van electrischen stroom op een orgaan als het cerebellum, omtrent de functie waarvan zoo weinig bekend is. Het ontstaan van slipstroomen is wel zooveel mogelijk te beperken, maar nooit met zekerheid uit te sluiten.

Op grond van het literatuuroverzicht en eigen onderzoek komt ten slotte ook MARBURG ('23) tot de conclusie, dat de tonsil bij den mensch den paraflocculus vertegenwoordigt.

Resumeerende hetgeen boven over den paraflocculus gezegd is, komen wij tot de volgende conclusies:

Onzes inziens is de meening van INGVAR en JACOB, dat de tonsil homoloog met den lobus paramedianus zou zijn, onjuist.

De opinie van HALLER, dat de paraflocculus bij den mensch te vinden zou zijn in het mediale tonsildeel, is onjuist.

De menschelijke paraflocculus (Nebenflocculus HENLE) is niet het homologon van den paraflocculus van den subprimaat.

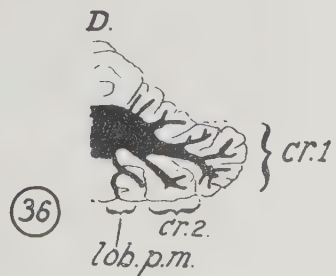
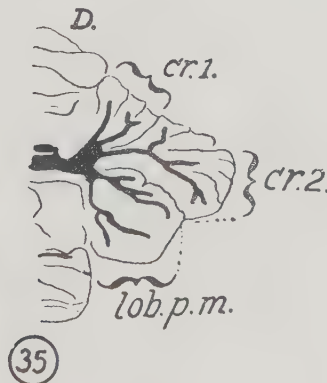
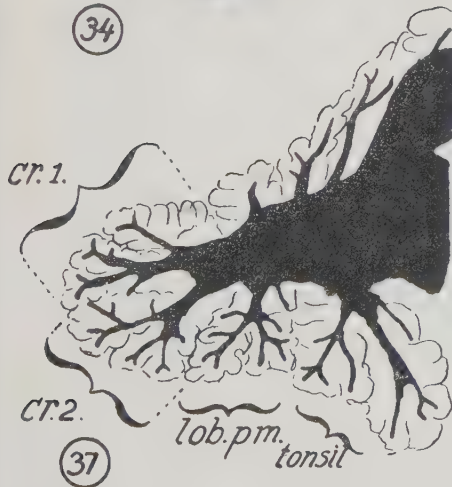
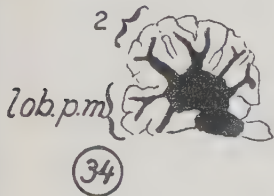
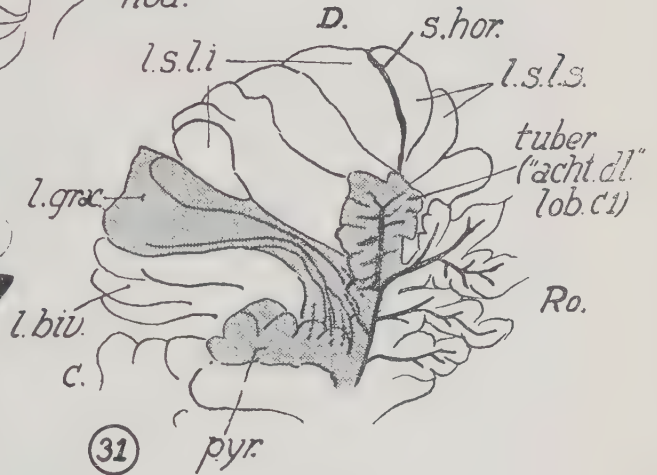
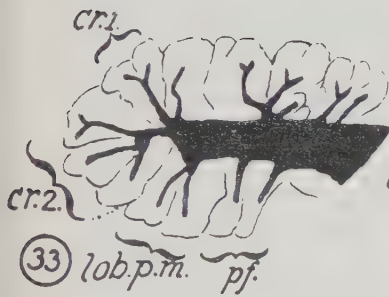
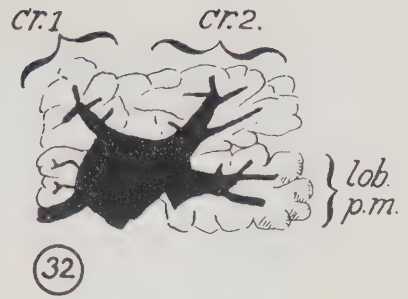
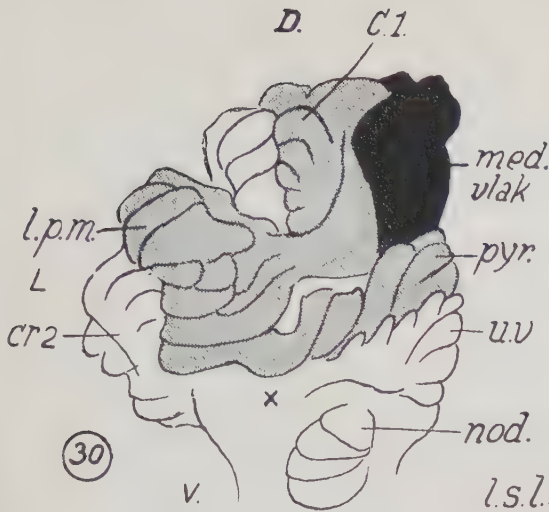
De meening van BOLK en RILEY en MARBURG, dat de paraflocculus bij den mensch vertegenwoordigd wordt door de tonsil, behoeft een uitbreiding en wel in zooverre, dat ook de lobus biventer een deel hiervan uitmaakt. Wij homologiseeren den paraflocculus van den subprimaat met de tonsil en den lobus biventer van den mensch.

Deze meening grondvesten wij op:

- 1e. De tonsil en de lobus biventer vormen één lob.*
- 2e. Deze lob staat in verbinding met de pyramis en de uvula gelijk dit met den paraflocculus het geval is.*
- 3e. De tonsil en de lobus biventer vertoonen eenige andere eigenschappen, welke aan den paraflocculus gedurende haar phylogenetische ontwikkeling op te merken zijn, n.l. een neiging van de lamellen van het dorsale been, evenwijdig te gaan groeien met die van den lobus ansoparamedianus, een neiging van het dorsale been, zich mediaanwaarts uit te breiden langs de copula pyramidis en het verdrongen worden door de zich ontwikkelende hemisfeer met het ten gevolge daarvan veranderen van haar uitwendigen vorm.*
- 4e. De macroscopisch vast te stellen vezelverbindingen van den paraflocculus zijn nagenoeg gelijk aan die van de tonsil en lobus biventer.*

G. Lobus paramedianus.

I. Bij de lagere apen is de lobus paramedianus gemakkelijk te begrenzen ten opzichte van het crus secundum, ondanks het feit,



dat de lamellen van gene evenwijdig loopen aan die van deze. Men zie hiertoe de figuren 12, 13, 19 en 25. Bij de subprimaten is dit laatste evenwel niet het geval. In deze veranderde groeirichting zien wij een ontwikkelingsverschijnsel.

Bij den mensch zullen de lamellen van den lobus paramedianus dus waarschijnlijk ook evenwijdig loopen aan die van het crus secundum.

II. Wat betreft de verhouding van den lobus paramedianus ten opzichte van den vermis, kan opgemerkt worden dat deze betrekking lastig te overzien is. Het resultaat van ons onderzoek hebben wij vastgelegd in figuur 30 (plaat VII), welke voorstelt het cerebellum van de koe, van caudaal gezien. De paraflocculus is verwijderd, zijn oorspronkelijke plaats is aangegeven door een *. De kleur van het mediaanvlak is zwart, die van den lobus paramedianus en bijbehorende vermisdeelen is grijs. De pyramis en de uvula zijn mediaanwaarts omgebogen. Uit deze figuur blijkt ten duidelijkste, dat het grootste en tevens meest dorsale deel van den lobus paramedianus in verbinding staat met het „achterste deel” van den lobus C_1 , terwijl er tevens een overgang bestaat van de meest ventrale lamel van den lobus paramedianus in de pyramis. Dit is vooral goed te zien wanneer men den sulcus praepyramidalis verwijdt, daar deze verbinding zich in de diepte van bovengenoemden sulcus bevindt.

In het menschelijk cerebellum blijkt de lobulus gracilis zoowel met de tuber (d.i. het „achterste deel” van den sublobulus C_1) als met de pyramis in verbinding te staan. Men zie hiertoe figuur 31, welke de linker helft der kleine hersenen voorstelt, gezien van mediaan. De lobus gracilis is grijs getint, zoo ook de tuber en de pyramide. Door middel van onderbroken lijnen is de overgang van de lamellen van de eene lob in de andere aangegeven.

III. Bij de koe heeft de lobus paramedianus een macroscopisch zichtbare vezelverbinding, zoowel met den pons als met het corpus restiforme.

Bij den mensch is dit ook met den lobus gracilis het geval.

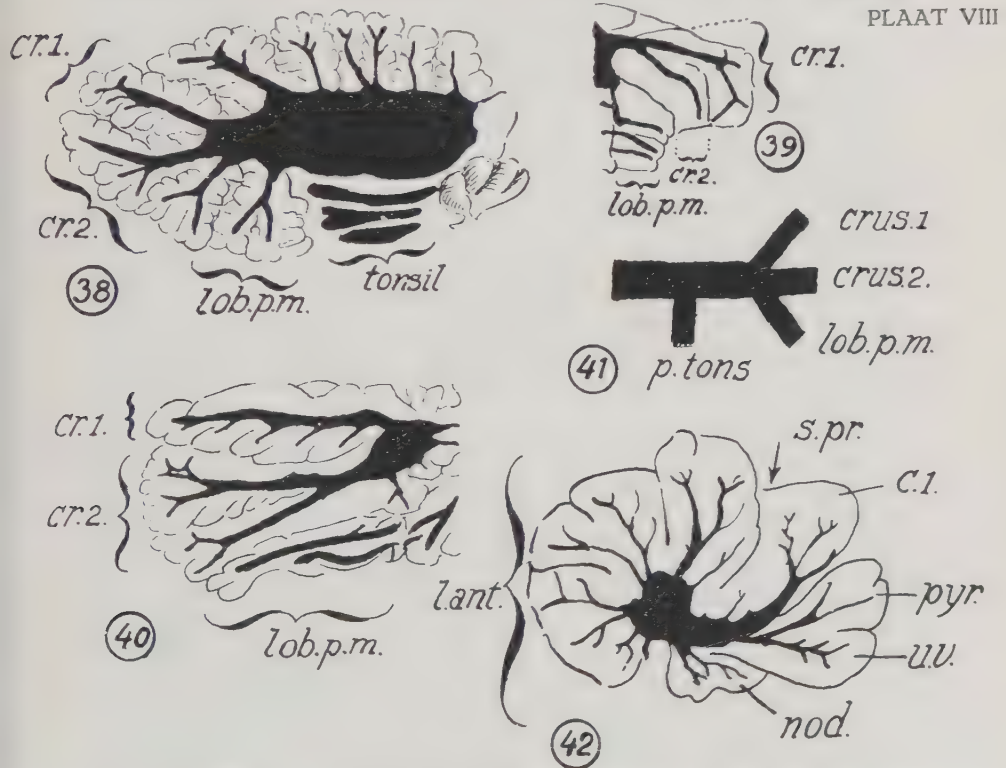
VI. In den lobus paramedianus bevindt zich een stam van den arbor vitae, welke zich in twee takken splitst. Men zie hiertoe de figuren 32, 33, 34, 35 en 36, voorstellende de dwarscoupes van de

cerebella van de kat, den slingeraap en van den makaak. Blijkbaar bestaat de lob dus uit twee deelen. De eenvoudigste gedaante heeft zij bij *Simia inuus*, de berberaap, alwaar zij samengesteld is uit twee lamellen.

De lobulus gracilis bezit ook een dergelijke vertakking van den arbor. Zie de figuren 37 (lob p.m.) en 38 (Plaat VIII).

V. De lobulus gracilis moet beschouwd worden als losstaand van den lobus semilunaris inferior. Boven — zie D, IV — wezen wij hier reeds op.

Wij homologiseeren nu den lobulus gracilis met den lobus paramedianus van de subprimaten en wel op grond van het volgende:



1. de lamellen van den lobulus loopen evenwijdig met die van het crus secundum (lobulus semilunaris inferior),
2. de verhouding tot den vermis,
3. de verbinding met pons en corpus restiforme,
4. door het bezit van twee mergtakken.

VI. ELLIOT SMITH onderscheidt de area C welke beantwoordt aan den lobus paramedianus BOLK. Deze area wordt door een sulcus in twee gedeelten gesplitst. Uit het rostrale deel hiervan ontwikkelen zich de lobus semilunaris inferior en de lobulus gracilis, terwijl het caudale deel de matrix is voor den lobus biventer en de tonsil. ELLIOT SMITH homologiseert dus uiteindelijk den lobus paramedianus met den lobus semilunaris inferior, lobulus gracilis, lobus biventer en tonsil.

Deze opvatting kan niet juist zijn aangezien in dit systeem geen plaats is voor het crus secundum en voor den paraflocculus BRADLEY, daar wij boven (F) aantoonen, dat de nevenflocculus niet het homologon is van het laatstgenoemde cerebellumdeel zooals SMITH meende. MUSSEN ('30) beschouwt den lobus paramedianus als gelijkwaardig met de tonsil, met den lobus biventer en met den lobulus gracilis. Hij fundeert dit op prikkelproeven met electrischen stroom bij de kat.

Ook met dezen schrijver kunnen wij niet meegaan;

1e. geldt hier hetzelfde bezwaar als wij hierboven naar aanleiding van de zienswijze van ELLIOT SMITH vermeldde,

2e. prikkelproeven zijn onbetrouwbaar (slipstroomen),

3e. bij de subprimaten is nog geen tonsil, lobus biventer of lobulus gracilis te onderscheiden, gelijk MUSSEN dat doet. Het uitgangspunt van dezen auteur is dus niet juist.

RILEY ('28, '29) beschouwt den lobus biventer als het homologon van den lobus paramedianus.

Boven (F) toonden wij aan, dat de lobus biventer steeds tezamen met de tonsil moet worden beschouwd. RILEY evenwel gelooft, dat de tonsil het homologon van den paraflocculus is. De lobus paramedianus vormt echter met den paraflocculus geen eenheid gelijk het arborbeeld ons leert. Dit is dus in tegenstelling met de verhouding van den lobus biventer en de tonsil, waar dit wel het geval is.

INGVAR gelooft dat de lobus paramedianus bij den mensch vertegenwoordigd is door de tonsil. Hij voert de volgende argumenten aan:

1. De lobus biventer is het crus secundum, dus de voortzetting hiervan, de tonsil, is de lobus paramedianus.

2. Bij Macropus, de kangeroe, eindigt de lobus paramedianus onmiddellijk vóór het velum medullare posterius. Met de tonsil is dit ook het geval.

3. Volgens BOLK begint de lamellisatie van de tonsil aan den onderrand. Dit was oorspronkelijk de laterale rand. Hieruit volgt dat de tonsil oorspronkelijk een deel uitmaakte van de hemisfeer, aangezien hier de verdeling in lamellen ook steeds aan den rand begint. Dit is in overeenstemming met de herkomst van den lobus paramedianus, welke lob ook een deel van de hemisfeer is.

4. De tonsil is niet homoloog met den paraflocculus, daar de sulcus praetonsillaris veel later ontstaat dan de fissura parafloccularis der lagere zoogdieren.

5. De paraflocculus der sub-primaten staat in verbinding met de uvula. Dit is in overeenstemming met het gedrag van den paraflocculus bij den mensch (nevenflocculus), welke oorspronkelijk ook met de uvula in een meer rechtstreeksch verband stond.

6. INGVAR ontkent de verbinding van de uvula met de tonsil. De tonsil kan dus niet het overgangsdeel uitmaken van den paraflocculus naar bovengenoemd vermisdeel, zooals BRADLEY meende. En nog minder kan dus de tonsil deel uitmaken van den paraflocculus zelf.

7. Een overgang — in welken vorm ook — tusschen pyramis en lobus biventer bestaat niet. De lobus biventer is dus geen gehypertrophieerde copula pyramidis.

8. Een verdere overeenkomst tusschen de tonsil en den lobus paramedianus wordt gevonden in het feit dat beide lobben zeer oud zijn.

Thans zullen wij elk punt bespreken.

Ad. 1. Oppervlakkig gezien maakt het — vooral bij de kleine hersenen der sub-primaten is dit evident — den indruk dat de lamellen van het crus secundum zich voortzetten in die van den lobus paramedianus. Ook uit de figuren die RILEY geeft blijkt dit ten duidelijkste. In zooverre is de conclusie van INGVAR juist. Boven trachtten wij echter aan te toonen dat het verkeerd is om den lobus biventer als het crus secundum te beschouwen. Tevens bespraken wij de relatie van de tonsil ten opzichte van den lobus biventer, terwijl wij er ook op wezen, dat de Nebenflocculus HENLE niet het homologon van den paraflocculus kan zijn. Wij gaan hier thans niet verder op in. In verband met deze punten kan het argument van INGVAR niet als steekhoudend worden beschouwd.

Ad. 2. De tonsil ligt inderdaad onmiddellijk voor het velum medullare posterius. Deze positie is echter secundair, daar bekend is dat de lob oorspronkelijk een meer laterale ligging heeft, maar door de zich ontwikkelende hemisfeer naar mediaan en caudaal gedrongen wordt. Bovendien is de waarneming van INGVAR zeer zeker niet juist, daar de paraflocculus dorsalis met de pyramis in verbinding staat, welke verbindingsbrug — al dan niet in den vorm van een gehypertrophieerde copula — zich bevindt tusschen het velum medullare posterius en den lobus paramedianus.

Ad. 3. Uit embryologische gegevens blijkt inderdaad dat de tonsil een deel uitmaakt van de hemisfeer. Dit geldt ook voor den lobus paramedianus. Verder is echter in de literatuur, de ontwikkeling van het cerebellum betreffende, te vinden, dat de paraflocculus gevormd wordt, doordat een groeve, de fissura parafoccularis, het betreffende deel der kleine hersenen afgrenst van de hemisfeer. De paraflocculus blijkt dus ook van de hemisfeer afkomstig te zijn. Het argument van INGVAR kunnen wij dus met evenveel recht ten gunste van onze theorie toepassen.

Ad. 4. De sulcus praetonsillaris is te beschouwen als de laterale voortzetting van de fissura II. Men zie hiertoe fig. 20 (plaat V) waar de betreffende sulcus met een dikkere lijn is aangegeven. Verder zie men het embryologische gedeelte. Nu meenen wij dat bij den mensch de paraflocculus gevormd wordt door den lobus biventer en de tonsil. De laterale verlenging van de fissura II is dus onzes inziens bij den mensch den sulcus intratonsillaris BOLK. Bij de sub-primaten is dit ook het geval gelijk ons de embryologische ontwikkeling van den paraflocculus ons leerde. Uit dit embryologisch onderzoek bleek verder dat de door INGVAR als sulcus parafoccularis beschouwde groeve in werkelijkheid de

fissura floccularis (s. posterolateralis) is. Van deze groeve is bekend dat zij phylo- en ontogenetisch de oudste is. Het argument van INGVAR heeft in deze dus geen waarde.

Ad. 5. INGVAR beschouwt den paraflocculus dus als verbonden te zijn met de uvula. Wij zijn echter van meening, dat deze auteur hierin een onjuist inzicht heeft (zie F, I), daar wij verbindingen van den paraflocculus met zoowel de pyramis als met de uvula konden vaststellen. Bovendien is het foutief den paraflocculus te vergelijken met den nevenflocculus daar beide deelen niet homoloog zijn. Boven bespraken wij reeds een en ander, wij gaan hier niet nader op in. (Zie F.)

Ad. 6. De verbinding van de tonsil met de uvula welke INGVAR ontkent, is zeker aanwezig, hetzij in den vorm van een vezelbundel, hetzij bovendien geaccentueerd door middel van lamellengroei. Men zie hiertoe nogmaals onze figuur 20, plaat V.

Ad. 7. Steeds weer is vast te stellen, dat lamellen van den lobus biventer gehecht zijn aan den mergtak van de pyramis. Een verbinding tusschen beide cerebellumdeelen is dus zeker aanwezig. Boven zetten wij uiteen dat wij factoren aanwezig achten die pleiten voor een hypertrophie van de copula pyramides.

Ad. 8. Zonder twijfel is de tonsil phylogenetisch jong. Dit wordt bevestigd door het onderzoek aangaande merg- en schorsrijping, vezelverloop en embryologie van dit cerebellumdeel. Hetzelfde geldt ook voor den lobus paramedianus. In zooverre vertoonen de beide lobben dus groote overeenkomst. De paraflocculus BRADLEY echter is ook jong. Alle drie de lobi behooren tot het neocerebellum. Het aangehaalde argument van INGVAR is dus — afgezien van de juistheid, de tonsil is niet oud, noch de lobus paramedianus — niet steekhoudend.

Tenslotte willen wij er op wijzen dat INGVAR aangeeft dat de lobus paramedianus in verbinding staat met de pyramis en „met het vermisdeel onmiddelijk vóór den sulcus praepyramidalis”, terwijl hij aangaande de tonsil aanneemt dat deze niet in een directe relatie met den vermis staat, doch slechts verbinding heeft met den lobus biventer. Wanneer hij dus den lobus paramedianus homologiseert met de tonsil, dan houdt deze opvatting een groote tegenstrijdigheid in.

Resumeerend blijkt dus dat wij met de naar voren gebrachte punten van INGVAR niet mee kunnen gaan. Wij achten het voor onjuist en zeker door INGVAR als niet voldoende gefundeerd, den lobus paramedianus bij den mensch terug te vinden in de tonsil¹⁾.

¹⁾ It seems unjustified in the light of present knowledge, to force a homology between the tonsilla of the human cerebellum and the lobus paramedianus as INGVAR has insisted" (DOW, '41).

H. *De menschelijke paraflocculus (Nebenflocculus van HENLE).*

Dit onderdeel beschouwden wij reeds eerder (F, II). Wij wezen er op, dat het als paraflocculus of als Nebenflocculus van HENLE aangeduide deel niet het homologen kan zijn van den paraflocculus BRADLEY. Verder bleek ons dat de lob zich vasthecht aan den flocculussteel en dat zij ook in andere opzichten geheel en al op één lijn te stellen is met den flocculus.

Wij zijn dan ook van meening dat het gebruik, den Nebenflocculus als een op zichzelf staande eenheid te beschouwen, geen recht van bestaan heeft. De lob maakt een deel uit van den flocculus.

I. *Flocculus.*

Over de homologie van dit deel der kleine hersenen bestaat geen twijfel. Ieder is het er over eens, dat de flocculus van het lagere dier homoloog is met dien bij den mensch.

K. *De arbor vitae.*

Boven (C, D, F, G) homologiseerden wij de lobi semilunares superior en inferior met het crus primum en secundum, den lobulus gracilis met den lobus paramedianus en den lobulus biventer en tonsil tezamen met den paraflocculus. Wij willen thans zien in hoeverre onze opvatting gesteund wordt door de vertakkingen van den arbor vitae en wij beschouwen daartoe figuur 33, (plaat VII), de dwarsdoorsnede door het cerebellum van den slingeraap (*Ateles ater*) voorstellend.

Uit deze figuur blijkt, dat de cruravertakkingen vlak bij elkaar hun oorsprong hebben. Op eenigen afstand daarvan — maar toch nog vanuit denzelfden dikken mergstam ontspringend — zien wij die welke tot den lobus paramedianus behoort.

Figuur 38 (plaat VIII) stelt voor een dwarscoupe van het menschelijk cerebellum. Er blijkt nu een groote overeenkomst te bestaan tusschen deze en de voorgaande afbeelding: de mergvertakkingen behorende bij de lobi semilunares (aangegeven als crus primum en crus secundum) ontspringen vlak bij elkaar. Op eenigen afstand daarvan — maar toch nog vanuit denzelfden dikken mergstam — die, welke behoort bij den lobulus gracilis (lob p.m.).

Ook op transversaal-coupes is dit evident. Men vergelijke b.v.

de figuren 36 (makaak) en 37 (mensch). Zoo ook 35 en 21 (plaat V) en ook 39 (Ateles) en 40 (mensch, Plaat VIII).

Uit figuur 33 (Ateles, plaat VII) blijkt, dat de vertakkingen van den arbor, welke bij den paraflocculus behooren, op eenigen afstand ontspringen van die van de crura en lobus paramedianus. In figuur 38 (plaat VIII) is dit ook het geval met die van de tonsil ten opzichte van de lobi semilunaris en gracilis. Verder zien wij dit ook in de figuren 21 (plaat V) en 37 (plaat VII). Schematisch is dit weergegeven in figuur 41 (plaat VIII) ¹⁾.

Ook in de vertakking van den arbor vitae vinden wij dus een overeenkomst tusschen de crura, lobus paramedianus en paraflocculus en de door ons hiermede gehomologiseerde lobben van het menschelijke cerebellum.

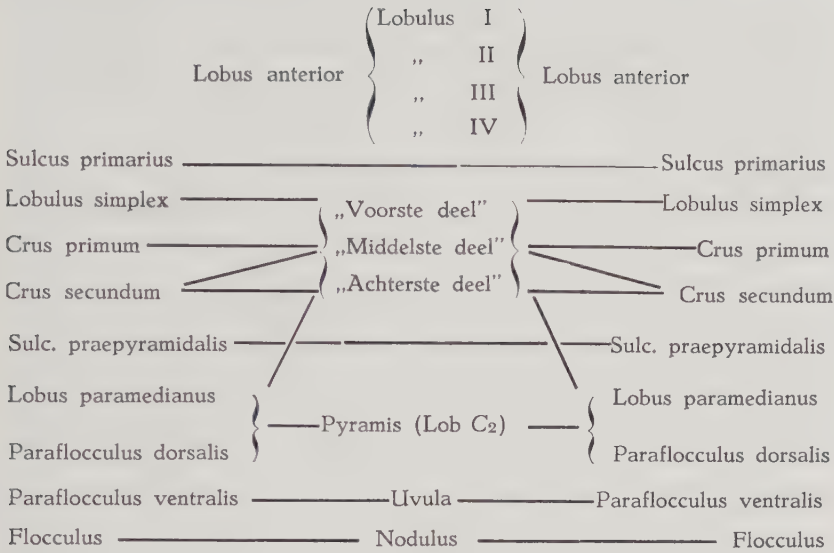
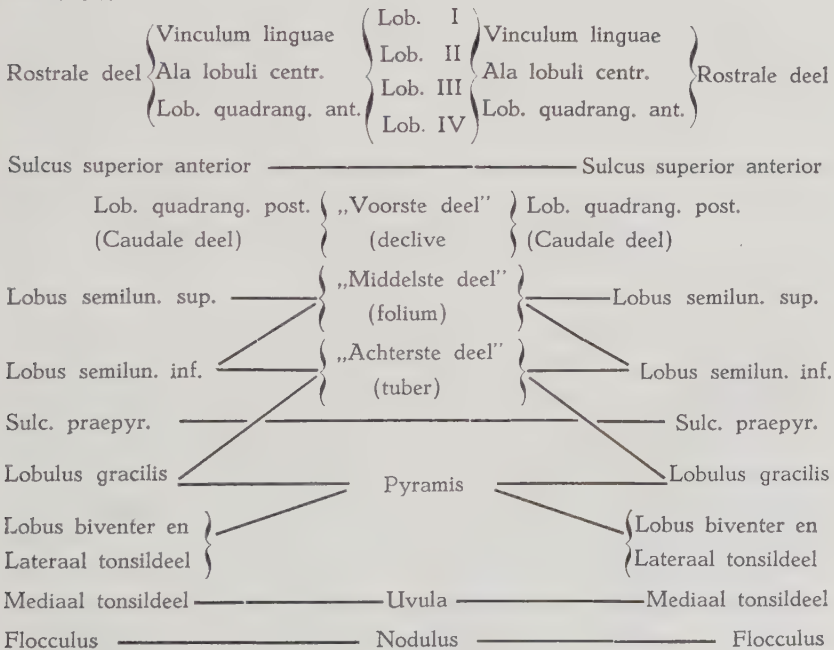
L. Résumé.

*Wij homologiseeren dus: den lobus anterior met de lingula, ala lobuli centralis en lobus quadrangularis anterior;
den lobulus simplex met den lobus quadrangularis posterior;
het crus primum lobi ansati met den lobus semilunaris superior;
het crus secundum lobi ansati met den lobus semilunaris superior;
den lobus paramedianus met den lobulus gracilis;
den paraflocculus met den lobus biventer en tonsil;
den flocculus met den flocculus.*

De volgende overwegingen leidden tot deze conclusie:

1. *Het uitwendig aspect.*
2. *Verbindingen met den vermis. Men vergelijke hiertoe de beide volgende schema's, in principe ontleend aan die welke ARIËNS KAPPERS en INGVAR geven in het handboek van den eerstgenoemden schrijver ('21).*

¹⁾ In afbeelding 21 vestigen wij nogmaals den aandacht op de nauwe samenhang van de tonsil en den lobus biventer.

Subprimaat.*Mensch.*

3. *Het macroscopisch vast te stellen vezelverloop. Onderstaande tabellen mogen dit verduidelijken.*

Een + teeken wil zeggen dat deze verbinding tusschen de betreffende onderdeelen evident is, een — teeken beteekent dat een vezelverbinding niet met zekerheid aangetoond kan worden.

Subprimaat.

	Pons	Corpus restiforme
Lobus anterior	—	+
Lobulus simplex	+	+
Crus primum	+	—
Crus secundum	+	—
Lobus paramedianus	+	+
Paraflocculus dors.	+	—
Paraflocculus ventr.	—	—

Mensch.

Rostrale deel	+	+
Caudale deel	+	+
Lob. semilun. sup.	+	—
Lob. semilun. inf.	+	—
Lob. gracilis	+	+
Lob. biventer en lat. tonsildeel	+	+
Mediaal tonsildeel	—	—

4. *De vertakkingen van den arbor vitae. Zie onder K.*

L. Discussie.

a. Thans willen wij ons eenige vragen stellen.

1e. Is het geoorloofd om de verbindingen der verschillende deelen van de hemisfeer met den vermis als middel te gebruiken om tot homologisatie te komen? Wij meenen van wel. Een voorbeeld mag dit duidelijk maken. De sterke ontwikkeling van den lobulus C_1 gaat gepaard met een eveneens sterken groei van den lobus semilunaris superior en lobus semilunaris inferior. Hetzelfde doet zich voor bij de pyramis en den lobus biventer. Dus: groei van het vermisdeel tegelijk met een groottoename van het corresponderende deel van de hemisfeer. Tusschen beiden moet waarschijnlijk

een verband bestaan. Het ligt nu voor de hand dit te zoeken in de verbinding tusschen de betreffende lob en het vermisdeel. Deze verbinding neemt tevens in belangrijkheid toe zooals bleek uit de hypertrophie van de copula pyramidis. Daarnaast kan men zich goed voorstellen dat, door de ontwikkeling der lobi, de verbindingsbrug diep in een sulcus komt te liggen en daardoor minder duidelijk wordt. Wanneer nu b.v. bij carnivoren en ungulaten is vast te stellen dat tusschen bepaalde deelen van vermis en hemisfeer een verbinding bestaat, en wanneer dit bevestigd wordt door het onderzoek van de kleine hersenen der lagere primaten, dan kunnen wij ons moeilijk onttrekken aan de gedachte dat dit bij den mensch ook het geval zal zijn. Het tegengestelde komt ons in hooge mate onwaarschijnlijk voor. Immers: de opbouw der kleine hersenen wordt bepaald door afferente en efferente prikkels en deze zijn in de reeks der sub-primaten en primaten in kwaliteit gelijk, slechts de kwantiteit verschilt. Met andere woorden: een bepaalde correlatie vermis-hemisfeer moeten wij in geheel de genoemde reeks terugvinden.

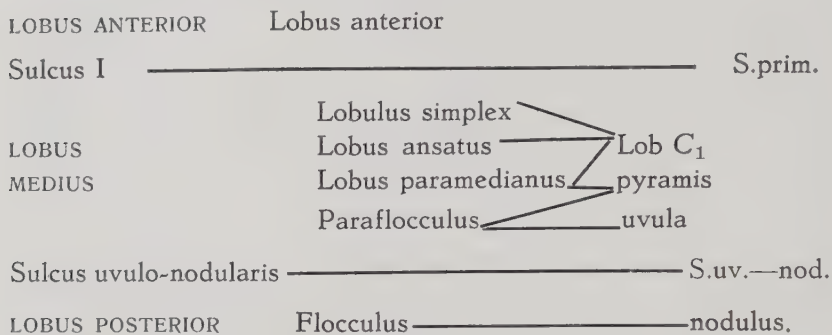
2e. Is de door ons gevolgde methode van macroscopische ontleding van vezelbundels geoorloofd wanneer wij de verschillende cerebellumonderdeelen met elkaar willen homologiseeren? Ook op deze vraag meenen wij bevestigend te kunnen antwoorden. In derdaad kunnen meer diffuus loopende bundels hiermede niet aangetoond worden. Compacte bundels echter wel, en wij stellen ons op het standpunt dat, wanneer bij ungulaat en carnivoor een bepaalde verbinding in den vorm van een vezelbundel aanwezig is, dit bij den mensch naar alle waarschijnlijkheid ook zoo zal zijn.

b. Uit de relatie van den lobus paramedianus met de pyramis en den lobulus C_1 volgt, dat blijkbaar deze vermisonderdeelen nauw aan elkaar verwant zijn. Dit vinden wij ook bij BOLK, die ze samenvat onder één naam: Lobulus C. Ook uit den arbor vitae blijkt dit ten duidelijkste.

Verder bleek, dat de paraflocculus zich aan pyramis en uvula vasthecht. Deze vermisodeelen behooren dus in zekeren zin bij elkaar. Ook hiervan geeft de arbor vitae de bevestiging: Figuur 42, plaat VIII), het mediaanvlak van het cerebellum van *Myrmecophaga jubata*, ontleend aan het werk van RILEY ('28, '29), laat zien, dat de vertakkingen behoorende bij den lobulus C_1 , pyramis

en uvula, van één gemeenschappelijken mergstam ontspringen. De vertakking, behoorende bij den nodulus, heeft op eenigen afstand haar oorsprong. In ons hoofdstuk over het vogelcerebellum komen wij hierop terug.

Wij komen dus tot het volgende schema:



Dit schema stemt volledig overeen met dat van EDINGER en COMOLLI ('10) en van LARSELL en DOW ('35), die, zooals bekend, langs onto- en phylogenetischen weg tot deze conclusie kwamen.

Deze indeeling houdt in zekeren zin het midden tusschen de schemata van BRADLEY en van BOLK, en wel in zooverre, dat in overeenkomst met den eersten schrijver de uvula tezamen met de pyramis beschouwd wordt, terwijl zij met de opvatting van den laatsten auteur gemeen heeft, dat de nadruk mede wordt gelegd op de verwantschap van de pyramis en de lob C₁.

Dat wij langs macroscopisch-anatomischen weg een bevestiging vinden van de steeds meer erkende indeeling van EDINGER en COMOLLI, welke later bevestigd werd door LARSELL en DOW, is onzes inziens een belangrijk argument ten gunste van onze theorie, de homologie der verschillende lobben van het menschelijk cerebellum betreffende.

Bij dit alles moet tenslotte nog het volgende met nadruk vermeld worden: Een factor van onzekerheid blijft bestaan. Wij denken b.v. aan de variatie die op het gebied van de groeven te vinden is. Een nadere bevestiging van hetgeen boven uiteengezet is moet onzes inziens echter niet gezocht worden in de anatomie, doch in het experiment met opvolgend microscopisch onderzoek, alsmede langs ontogenetischen weg.

HOOFDSTUK II.

Vergelijkend embryologisch onderzoek van de caudale deelen van het cerebellum van mensch en subprimaat.

Inleiding.

Het cerebellum van den mensch heeft in beginsel dezelfde functie als dat der lagere zoogdieren. Deze regel geldt waarschijnlijk ook voor zijn onderdeelen, dus ook voor de meer caudale deelen, den paraflocculus en flocculus.

Het cerebellum van mensch en subprimaat vertoont in bouw een principiële overeenstemming. BOLK ('06) legt hier reeds den nadruk op wanneer hij schrijft, dat van het cerebellum van een menschelijk embryo van 13 cm. de „Lobulisierung..... vollkommen jene Zustand aufweist, den wir als das Grundschema des Säugercerebellums haben kennen gelernt”.

De differentiatie der kleine hersenen in verschillende sublobuli wordt veroorzaakt door de inwerking van diverse soorten afferente prikkels, trouwens het geheele orgaan als zoodanig is oorspronkelijk op deze wijze gevormd. Zoo weten wij dat reeds bij *Petromyzon* het cerebellum zich differentieert van de area acustico-lateralis onder invloed van impulsen uit meer frontale gebieden (ARIËNS KAPPERS '21). Hierbij voegen zich dan spoedig prikkels, aangevoerd door olivo- en spinocerebellaire banen, en vormt zich het paleocerebellum van EDINGER en COMOLLI, LARSELL en DOW. De toename dezer laatste systemen leggen hun stempel op het uit- en inwendig aspect van de kleine hersenen der reptiliën en vogels. En nog later in de ontwikkeling dragen prikkels uit het neopallium via den pons en vanuit de hoofdolijf het hunne er toe bij om het cerebellum der zoogdieren haar definitieve gedaante te geven.

Met het overwegen van bepaalde categorieën van prikkels in een bepaald gedeelte van de schors ontstaat een differentiatie tusschen de diverse schorsgebieden: tal van sublobuli worden gevormd.

Ieder zoogdiercerebellum wordt volgens deze regels opgebouwd. Ieder zoogdiercerebellum is dus wat den bouw betreft in principe gelijk, slechts secundair treedt verandering op, doordat de eene

categorie van vezels bij dit dier meer op den voorgrond treedt, de andere meer bij dat dier.

Uit het bovenstaande moge volgen dat de embryologie der kleine hersenen ons mogelijk het een en ander kan leeren omtrent de homologie van de diverse onderdeelen van het orgaan bij subprimate en mensch. Zoo willen wij thans ook zien of het mogelijk is langs dezen weg te kunnen bepalen welk onderdeel van het menschelijk cerebellum het homologon is van den paraflocculus der lagere zoogdieren.

In het hier volgende zullen wij beschouwen de ontogenetische ontwikkeling van deze lob bij de koe en eenige andere subprimaten, om deze ontwikkelingsgang tenslotte te vergelijken met de wording van diverse lobben in het caudale gedeelte van het cerebellum van den mensch.

A. Ontwikkeling van het caudale cerebellum bij den subprimate.

I. Het is allereerst van belang om de juiste volgorde van ontstaan der vroegst optredende groeven te weten, opdat deze volgorde straks vergeleken kan worden met die bij den mensch, zulks ter toetsing van de juistheid van de stelling dat het bouwprincipe bij subprimate en mensch gelijk is.

Onderstaande schemata geven de mededeelingen weer van eenige auteurs betreffende de volgorde van ontstaan der diverse groeven.

BRADLEY ('03) kon de volgende volgorde vaststellen bij het konijn:

1. fissura IV (= fiss. uvulo-nodularis)
2. „ II (= fissura prima BOLK)
3. „ III (= „ praepyrimalis ¹⁾)
4. „ I (= „ praeculminata).

Bij het varken was de volgorde:

1. fissura IV (= fiss. uvulo-nodularis)
2. „ II (= „ prima BOLK)
3. „ d (= „ secunda)
4. „ praeculminata.

¹⁾ Hierbij valt op te merken dat — zooals LARSELL ('36) terecht vermeldt — BRADLEY bij het konijn de fissurae secunda en praepyrimalis verwacht. Dit blijkt ten duidelijkste uit de door BRADLEY bijgevoegde figuren.

ELLIOT SMITH vermeldt het volgende:

1. fiss. uvulo-nodularis.
2. „ prima
3. „ secunda
4. „ praepyramidalis en praeculminata.

LARSELL en DOW ('35) vinden dat bij de vleermuis de eerste groeven in de volgende volgorde ontstaan:

1. fiss. postero-lateralis en uvulo-nodularis¹⁾
2. „ prima
3. „ secunda
4. „ praeculminata.

Resumeerende kunnen wij dus zeggen dat het eerst ontstaan de fissura postero-lateralis en uvulo-nodularis. Vervolgens de fissura prima. Deze wordt gevolgd door de fissura secunda, terwijl als vierde groeve de fissura praeculminata verschijnt, onmiddellijk gevolgd door den sulcus praepyramidalis.

Ons eigen onderzoek begint nu met dat stadium waarbij de fissurae uvulo-nodularis, postero-lateralis en prima reeds gevormd zijn.

II. De fissura parafloccularis.

BRADLEY ('03) vermeldt dat de betreffende groeve bilateraal ontstaat in het corpus cerebelli. Hij geeft dit weer in een duidelijke figuur, het cerebellum van het varken voorstellende, gezien van caudaal. Deze figuur beelden ook wij af (fig. 1, plaat IX).

Gedurende de verdere ontwikkeling verlengt de groeve zich mediaanwaarts. De fissuur is onafhankelijk van eenige groeve van den vermis.

Hetzelfde werd waargenomen bij het konijn, het schaap en het kalf.

STROUD ('95) verkrijgt bij de kat ook dit resultaat.

ELLIOT SMITH ('03) laat zijn fissura parapyramidalis bilateraal ontstaan. Waarschijnlijk is dit echter niet de fissura parafloccularis. Men zie hiertoe textfiguur 5. Hieruit blijkt, dat deze groeve zich veel meer caudaalwaarts bevindt dan gene.

¹⁾ De fissura uvulo-nodularis is de verlenging naar mediaan van de fissura postero-lateralis.

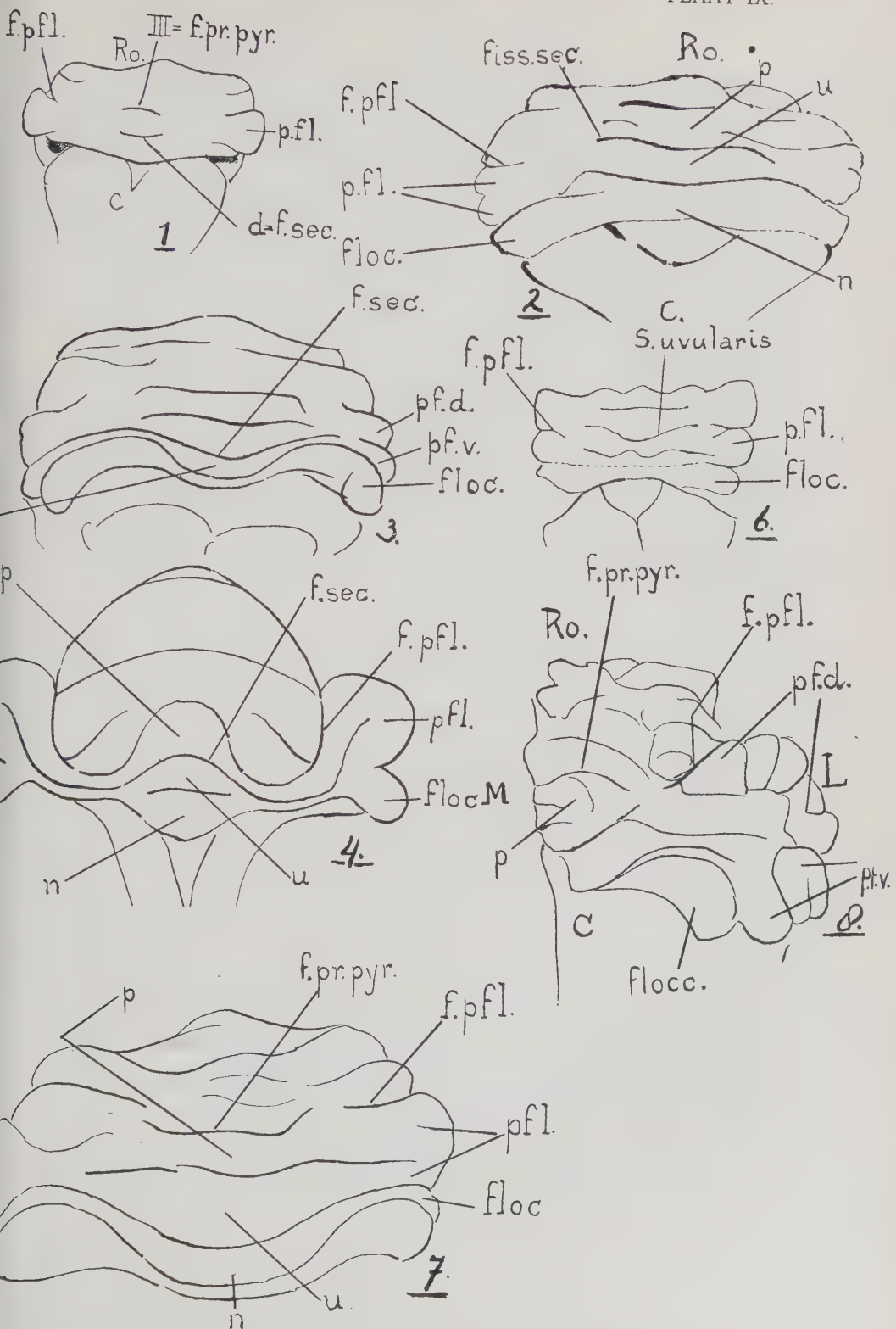
De bijbehorende figuren stellen het volgende voor:

- Fig. 1. Cerebellum van het varkenembryo, gezien van dorsaal. Ontleend aan BRADLEY.
- Fig. 2. Cerebellum van het kalfembryo, ter lengte van $8\frac{1}{2}$ cm. Gezien van caudaal.
- Fig. 3. Als voren. De lengte is 9 cm.
- Fig. 4. Schema van de indeeling van het cerebellum volgens ELLIOT SMITH.
- Fig. 5. Als voren.
- Fig. 6. Cerebellum van het embryo van de kat volgens STROUD. Lengte $5\frac{1}{2}$ cm. Gezien van dorsaal.
- Fig. 7. Cerebellum van het embryo van de koe. Lengte 9 cm. Gezien van caudaal.
- Fig. 8. Als voren. Lengte onbekend. Linker helft, gezien van ventraal.
- Fig. 9. Cerebellum van het menselijk embryo volgens STROUD. Lengte 8 cm. Gezien van caudo-dorsaal.
- Fig. 10. Als voren. Lengte $9\frac{1}{2}$ cm.
- Fig. 11. Cerebellum van het menselijk embryo volgens BRADLEY. Lengte wordt niet vermeld. Gezien van caudaal.
- Fig. 12. Cerebellum van menselijk embryo ter lengte van $18\frac{1}{2}$ cm. Gezien van caudaal.
- Fig. 13. Als voren. Rechter helft, gezien van caudaal. Lengte 22 cm.
- Fig. 14. Als voren. Lengte 24 cm.
- Fig. 15. Als voren. Linker helft. Lengte 28 cm.
- Fig. 16. Als voren. Rechter helft. Lengte 25 cm.
- Fig. 17. Als voren. Linker helft. Lengte 26 cm.
- Fig. 18. Als voren. Lengte onbekend. Ontleend aan BRADLEY.
- Fig. 19. Als voren. Lengte onbekend. Ontleend aan BRADLEY.
- Fig. 20. Als voren. Ontleend aan BOLK.
- Fig. 21. Als voren. Ontleend aan BOLK.
- Fig. 22. Als voren. De omgeving van de tonsil in de linker helft van het cerebellum. Lengte 32 cm.

De menselijke embryonen zijn door ons gemeten van kruin tot voetzool. Die van de koe van kruin tot staartwortel.

De in de figuren gebezigde afkortingen hebben de volgende beteekenis:

C: Caudaal.	M: Mediaan.
D: dorsaal.	N.: Nodulus.
F.inf.post.: Fissura inferior posterior.	Ne.floc.: Nabenflocculus HENLE.
F.pr.pyr.: Fissura praepyrimaldis.	P.: Pyramis.
F.pfl.: Fissura parafloccularis.	Pfl.: Paraflocculus.
F.floc.: Fissura floccularis.	Pf.d.: Paraflocculus dorsalis.
F.sec.: Fissura secunda.	Pf.v.: Paraflocculus ventralis.
Floc.: Flocculus.	R.: Rechts.
L.: Links.	Ro.: Rostraal.
L.ans.pm.: Lobus ansoparamedianus.	T.: Tonsil.
L.biv.: Lobus biventer.	U.: Uvula.
L.gr.: Lobulus gracilis.	V.: Ventraal.
Lat.: Lateraal.	



LARSELL en DOW ('35) kunnen vaststellen dat de groeve zich bilateraal vormt in het corpus cerebelli en zich vervolgens in mediane richting verlengt. De groeve ontstaat onafhankelijk van eenige andere in den vermis.

Wij kunnen in onze waarnemingen volkomen bevestigen hetgeen bovengenoemde schrijvers, ELLIOT SMITH uitgezonderd, mededeelen. Fig. 2 (Plaat IX) is het cerebellum van het kalfembryo van $8\frac{1}{2}$ cm. lengte (gemeten vanaf de kruin tot den staartwortel). De afbeelding behoeft geen nadere toelichting, zij spreekt voor zichzelf.

Op deze wijze wordt nu een lob gevormd welke caudaal begrensd wordt door den sulcus postero-lateralis.

Van belang is, dat hier tevens nog eens blijkt dat de paraflocculus een orgaan is dat niets met den flocculus te maken heeft. Laatstgenoemde lob is reeds vroeger ontstaan en wel caudaal van den sulcus postero-lateralis. Den paraflocculus vinden wij pas in een later stadium en dan rostraal van bovengenoemden sulcus. Verder blijkt dat de paraflocculus dezelfde matrix heeft als de latere lobus ansatus en lobus paramedianus, n.l. het corpus cerebelli.

III. Sulcus intratonsillaris.

Gelijk BOLK heeft gedaan, verstaan wij hieronder den sulcus welke het dorsale been van den paraflocculus scheidt van het ventrale. (Sulcus interfloccularis van STROUD).

Volgens BRADLEY ('03) kan de groeve op tweeerlei wijze ontstaan. Ten eerste doordat de fissura secunda steeds meer naar lateraal groeit, en ten tweede doordat in den paraflocculus zelf een fissuur ontstaat, welke, zich mediaanwaarts uitbreidende, de fissura secunda ontmoet.

Ofschoon zij van het feit geen melding maken blijkt toch uit de bijbehorende figuren 15 en 17 dat LARSELL en DOW ('35) de fissura intratonsillaris lateraal, dus in den paraflocculus, zagen ontstaan. Uit de afbeeldingen kan men niet concluderen dat de groeve met eenige andere conflueert. Uit den text evenwel kan men de gevolgtrekking maken dat de sulcus intratonsillaris met de fissura II samenvloeit, daar vermeld wordt dat de paraflocculus dorsalis met de pyramis en het ventrale been van deze lob met de uvula samenhangt.

Onze waarnemingen zijn geheel conform die van BRADLEY. Uit

fig. 2 blijkt dat de groeve lateraal ontstaat. Daarnaast heeft zich de fissura secunda aanmerkelijk ter zijde van de mediaanlijn uitgebreid.

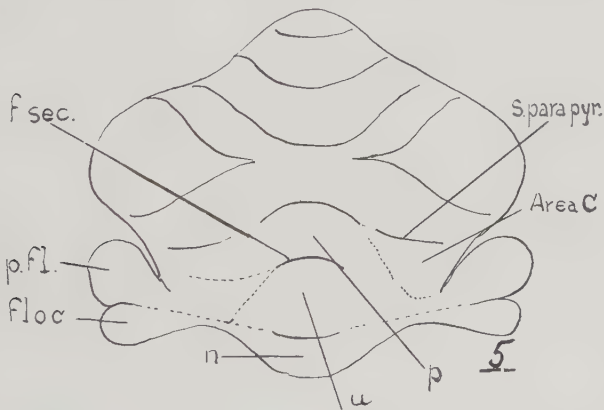
Fig. 3 stelt het cerebellum voor van het embryo van de koe, de lengte van het dier was 9 cm. Hier ziet men dat links het confluere van de fissurae secunda en intratonsillaris een feit is. Rechts zijn de groeven elkaar zeer dicht genaderd.

IV. Fissura secunda.

Een ieder is het er over eens dat deze groeve ontstaat in de mediaanlijn en zich lateraalwaarts uitbreidt.

BRADLEY ('03) kan vaststellen dat de fissura d (= secunda) in den inmiddels ontstanen paraflocculus groeit en deze aldus — met behulp van den sulcus intratonsillaris — verdeelt in het ventrale en het dorsale been.

ELLIOT SMITH ('03) uit verschillende meeningen. Volgens zijn eerste schema — figuur 4 — wordt de fissura secunda continu met



den sulcus intratonsillaris. Later evenwel blijkt (uit zijn tweede schema — zie figuur 5, links) dat de groeve overgaat in de fissura floccularis (deze groeve begrenst den lobus flocculo-nodularis van het corpus cerebelli), of met een groeve in den paravermis (d.i. de lobus paramedianus BOLK) conflueert.

LARSELL en DOW ('35) geven aan dat de fissura secunda zich slechts weinig naar lateraal verlengt.

Onze waarneming was dat de betreffende groeve naar lateraal groeit en den sulcus intratonsillaris ontmoet. Ter illustratie verwijzen wij nogmaals naar figuur 3.

V. Fissura praepyramidalis.

Gelijk de hierboven besproken groeve ontstaat ook deze in de mediaanlijn en ontwikkelt zich in laterale richting. Tot zoover bestaat er een algemeene eenstemmigheid. Anders is het evenwel gesteld met de vraag of de sulcus praepyramidalis de fissura para-floccularis ontmoet of niet.

BRADLEY beschrijft hoe bij het konijn de fissura a — blijkens zijn afbeelding is dit de fissura praepyramidalis — „... becomes very shallow at its lateral border. In some species... it is lost in the deep fissure which separates the para-flocculus from the rest of the hemisphere”.

Deze woorden drukken een eventueele continuïteit van de sulci praepyramidalis en para-floccularis op twijfelende manier uit. Dit klemte te meer in verband met ons begrip *secundaire* groeve. (Men zie hierover VI.) — Bij de beschrijving van de ontwikkeling der kleine hersenen van het varken is BRADLEY beslister, hij geeft aan dat beide groeven in elkaar overgaan.

Volgens ELLIOT SMITH ('03) kan de fissura praepyramidalis zich verschillend gedragen. Soms wordt zij continu met de fissura para-floccularis, soms loopt de groeve door de area c — in dit geval continu met den sulcus parapyramidalis — heen. Verder is bij grootere zoogdieren de fissura para-floccularis niet continu met eenige belangrijke groeve. Figuur 5, rechts, geeft van de hier geschilderde verhoudingen een voorstelling.

STROUD ('95) vermeldt niets wat op de betreffende kwestie betrekking heeft. Blijkens zijn figuur 13 welke wij eveneens afbeelden — figuur 6 — is er geen continuïteit tusschen de fissura para-floccularis en zijn sulcus uvularis. De laatstgenoemde groeve

¹⁾ Dat STROUD haar met de naam: sulcus uvularis betitelt, vindt zijn grond in het feit, dat deze de uvula rostraal begrenzen zou. De pyramis is — aldus STROUD — bij het betreffende dier, de kat, rudimentair. Dit nu is niet juist gelijk ons het beeld van den *arbor vitae* leert. Verder vertoont de sulcus uvularis het typische beeld van den sulcus praepyramidalis, reden waarom wij hem als zoodanig beschouwen.

is evenwel onzes inziens de fissura praepyrimalis¹⁾. Indien deze zienswijze juist is, volgt hieruit dat de sulci praepyrimalis en parafloccularis niet continu zijn.

ABBIE ('34) vermeldt het samenvloeien van beide groeven bij Echidna. LARSELL en DOW ('35) zijn dezelfde meening toegedaan als ABBIE.

Wanneer wij thans resumeeren, dan blijkt er op dit gebied dus geen eenstemmigheid te bestaan. De meeningen variëren van discontinuïteit, via inconstant gedrag van den sulcus praepyrimalis, tot continuïteit van beide groeven.

Onze meening zullen wij toelichten met behulp van de figuren 7 en 8. De beschouwing hiervan doet ten duidelijkste blijken dat de fissura parafloccularis op eenigen afstand van den sulcus praepyrimalis eindigt. De eerst genoemde groeve zal, indien naar mediaan verlengd, de pyramis snijden. Hieruit volgt dat, behalve de paraflocculus, nog een ander onderdeel van het corpus cerebelli met de pyramis samenhangt. Dit onderdeel nu is de lobus paramedianus zooals ons het onderzoek van de volwassen kleine hersenen leerde. De verbinding van deze lob met de pyramis wordt tot stand gebracht doordat een lamel in de diepte van de groeve tusschen lobus medius medianus INGVAR en de pyramis op dezen laatsten sublobulus overgaat. Men zie hiertoe figuur 18 (Plaat V). Oppervlakkig gezien lijkt het alsof de sulcus praepyrimalis met den sulcus parafloccularis conflueert. Bij nader onderzoek evenwel blijkt, dat de eigenlijke sulcus, d.i. die welke zich in de diepte tusschen pyramis en het rostraal daarvan gelegen vermisdeel bevindt, lateraal overbrugd wordt door de boven beschreven lamel vanuit den lobus paramedianus.

Thans kunnen wij de verschillende gegevens uit de literatuur verklaren. Beide groeven zijn niet continu gelijk LARSELL en DOW bij de rat konden vaststellen en gelijk ELLIOT SMITH vermeldt. Zij zijn dus bij geen enkel dier continu daar de opbouw van elk cerebellum, onverschillig van welk dier, aan dezelfde wetten gehoorzaamt. De overgang van beide groeven is slechts schijnbaar, gelijk uit het bovenstaande moge volgen. Dat ook SMITH met dit probleem geworsteld heeft volgt uit het feit, dat hij verklaart een inconstant gedrag van den sulcus praepyrimalis te hebben waarge-

nomen¹⁾). De sulcus praepyramidalis gaat onzes inziens niet over in den sulcus parafloccularis.

C. Aan de hand van de literatuur en de door ons verkregen gegevens mogen wij vaststellen dat de ontwikkeling van den paraflocculus bij den subprimaat geschiedt als volgt:

Kort nadat de fissura secunda in de mediaanlijn verschenen is wordt in het caudale deel der kleine hersenen de fissura praepyramidalis gevormd en wel eveneens het eerst in het mediaanvlak. Even hierna treedt de sulcus parafloccularis op, in tegenstelling met de twee vorige, bilateraal. Aldus wordt een lob afgesnoerd van het corpus cerebelli. Deze lob, de paraflocculus, wordt caudaal begrensd door de reeds vroeg aangelegde fissura postero-lateralis (s. floccularis).

De fissura parafloccularis groeit naar mediaan en aldus teekent zich de paraflocculus steeds duidelijker af. Tegelijkertijd strekt zich de fissura secunda steeds meer lateraalwaarts uit tot in den paraflocculus en verdeelt deze zodoende in twee deelen. Zij wordt daarbij continu met een groeve, den sulcus intratonsillaris, welke zich reeds eerder lateraal in den paraflocculus is beginnen te vormen.

Gelijk de fissura secunda groeit ook de sulcus praepyramidalis zijwaarts uit. Deze groeve ontmoet de fissura parafloccularis niet, doch eindigt op eenigen afstand van de mediaanlijn. De fissura parafloccularis snijdt — indien voldoende verlengd — de pyramis.

D. *Ontwikkeling van het caudale cerebellum van den mensch.*

I. Alvorens nu de ontwikkeling van het caudale gedeelte van het menschelijk cerebellum te bespreken, willen wij eerst weer de volgorde van ontstaan van de eerst optredende groeven beschouwen.

ELLIOT SMITH ('03) vermeldt deze volgorde aldus:

1. Fissura flocculi (scheidt flocculus van corpus cerebelli) en sulcus uvulo-nodularis.
2. mogelijk de fissura parafloccularis.
3. Fissura prima.
4. Fissurae secunda en praepyramidalis.
5. Fissura praetonsillaris (scheidt de tonsil van de rest der hemisfeer).

¹⁾ Verder is bij deze kwestie ons begrip *secundaire* groeve van belang. Men zie hiertoe echter VI.

BOLK ('06) doet de volgende opgave:

1. Fissurae prima en uvulo-nodularis.
2. Fissura secunda.
3. Fissura parafloccularis.
4. Fissurae praepyramidalis en praeculminata.
5. Fissura praetonsillaris.

LANGELAAN ('19) onderscheidt de groeven in de hemisfeer van die in den vermis.

Volgorde van ontstaan in den vermis:

1. Fissura praecentralis.
2. Fissura prima en uvulo-nodularis.
3. Fissurae secunda en praelunata.
4. Fissura praepyramidalis.

In de hemisfeer verschijnt het eerst de sulcus uvulo-nodularis, gevolgd door respectievelijk het laterale deel van de fissura secunda en den sulcus superior posterior.

JACOB ('28) vermeldt de volgorde aldus:

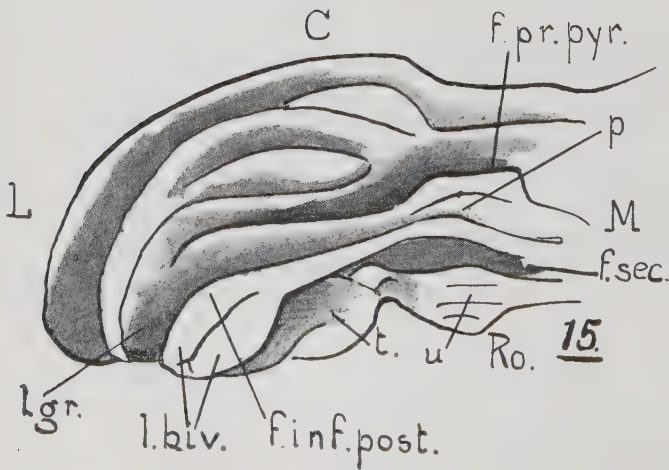
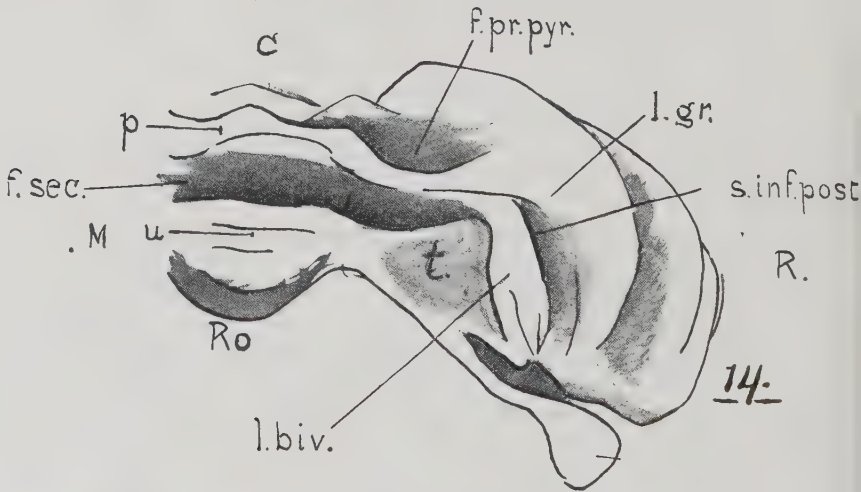
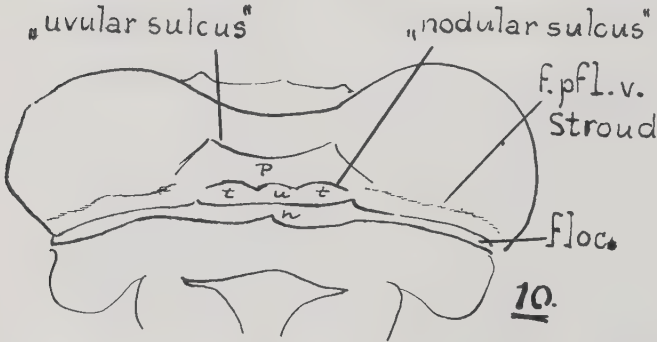
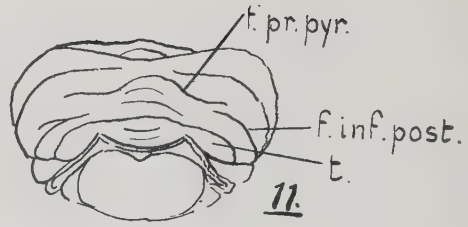
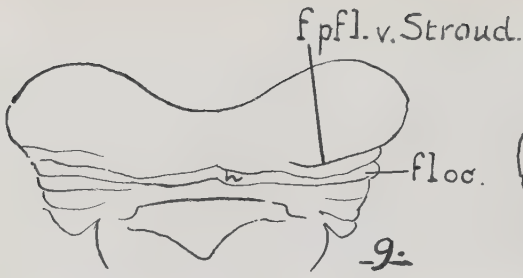
1. Fissurae prima en uvulo-nodularis.
2. Sulcus parafloccularis.
3. Fissurae secunda en praepyramidalis.

Bij eenige dezer overzichten willen wij een enkele opmerking maken.

Als vierde groeve noemt BOLK de fissurae paraflocculares. In den text zegt hij echter: „Sie — de betreffende groeven — grenzen sehr früh ein hinteres laterales Bezirk von der Cerebellarplatte ab. Dieses Bezirk ist äusserst schmal und stellt ein Bändchen dar, das ein wenig nach lateral ausbuchtet. An dessem hinteren Rande setzt sich das epitheliale Ventrikeldach fest. Wir haben es hier so mit der ersten Anlage der Recessus lateralis zu tun. Das soeben nahmhaft gemachte Bändchen dasz hier noch gröstenteils als Wand der Recessus laterales fungiert, und vorn durch die Fissura parafloccularis begrenzt wird..... bildet die Grundlage für die Flocculus.”

Wij kunnen dit niet anders opvatten dan dat de bedoelde sulcus parafloccularis dus sulcus floccularis genoemd moet worden.

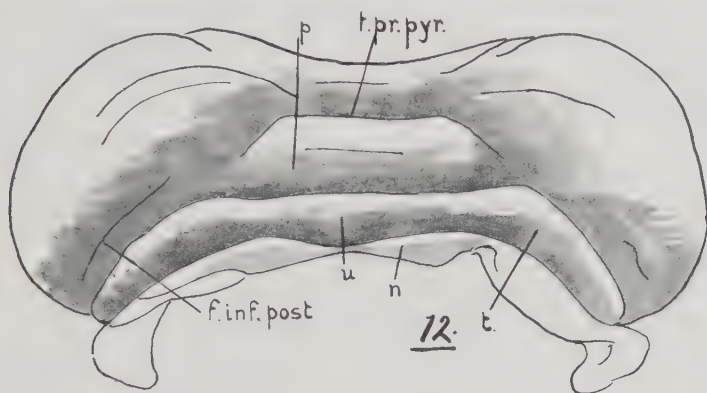
Voor zooverre het het ontstaan van de fissura parafloccularis betreft, beroept ELLIOT SMITH zich op een figuur van STROUD. Deze figuur welke ook wij afbeelden, fig. 9, plaat X is niet geheel juist. Teneinde hier nader op in te gaan plaatsen wij tevens fig. 10, de teekening — eveneens naar STROUD — van een menschelijk cerebellum in een iets verder gevorderd stadium. Het staat vast dat de flocculus in samenhang is met den nodulus. In figuur 10 is de nodulus door ons aangegeven door de letter *n*. Onmiddellijk caudaal hiervan bevindt zich de uvula (*u*), in de afbeelding kenbaar aan de bilaterale aanzwelling, de aanleg



van de tonsil(*t*). Volgens STROUD wordt deze lob van de volgende gescheiden door den „nodular sulcus”. Dit is niet juist, het zou moeten zijn: „uvular sulcus” of fissura secunda. — Vervolgens herkennen wij de pyramis (*p*) duidelijk aan het karakteristieke verloop van den sulcus praepyramidalis.

Het blijkt nu dat de sulcus parafloccularis in figuur 10 de plaats inneemt van de groeve welke den lobus biventer afgrenst (sulcus inferior posterior, men zie ook fig. 12 in den text) de verhouding van deze groeve ten opzichte van den sulcus praepyramidalis laat hieromtrent geen twijfel bestaan.

Bezien wij nu fig. 9 dan blijkt dus dat de sulcus inferior posterior — sive parafloccularis volgens STROUD — reeds in dit stadium — een foetus ter lengte



van 8 cm. — evident moet zijn. Dit is niet juist. Eigen waarnemingen leerden ons dat de groeve eerst ontstaat in een embryo met een totale lengte van plus minus 15 cm.

Nu geeft STROUD echter niet op of de totale lengte van zijn embryo 8 cm. was of dat de afstand kruin — stuit 8 cm. bedroeg. In dat geval zou de totale lengte inderdaad plus minus 14 cm. zijn en kan de betreffende groeve dus zijn gevormd. Maar in dit geval heeft ELLIOT SMITH niet het recht om op grond van de figuur aan te nemen dat deze sulcus zou ontstaan onmiddellijk na den sulcus uvulo-nodularis. Dus: of het embryo is totaal 8 cm. lang, maar dan is de zoo-genaamde fissura parafloccularis nog niet aanwezig, of het embryo heeft een lengte van 8 plus ongeveer 5 = ongeveer 13 cm., maar dan zijn zeker ook de fissurae secunda en praepyramidalis gevormd.

De meening van SMITH dat de fissura parafloccularis onmiddellijk na de fissurae floccularis en uvulo-nodularis zou ontstaan achten wij dus in geen deele aanvaardbaar — althans wanneer zij gebaseerd wordt op de figuren van STROUD.

Aangaande het overzicht van JACOB willen wij opmerken dat deze auteur met den sulcus parafloccularis de fissura floccularis heeft bedoeld, daar zijn figuur 22 b laat zien dat de betreffende groeve den flocculus van de rest van het cerebellum scheidt.

Wanneer wij deze correcties aanbrengen, kunnen wij vaststellen, dat in een bepaald stadium de volgende groeven aanwezig en gevormd zijn in de volgende rangorde:

1. Fissurae uvulo-nodularis en floccularis.
2. Fissura prima.
3. Fissura secunda.
4. Fissurae praepyrimalis en praeculminata.

Wij zien dat deze volgorde dezelfde is als die welke wij bij de subprimaten ontmoetten (zie A, I).

Dit accentueert dus het parallellisme welke bestaat tusschen de vorming van de kleine hersenen van primate en subprimate. Deze overeenkomst is dus ook bij het ontstaan van den paraflocculus te verwachten.

Bij de beschrijving van de ontwikkeling van het caudale deel van het menselijk cerebellum beginnen wij met dat stadium waarin de zoo juist onder 1 en 2 genoemde groeven aanwezig zijn.

II. Sulcus inferior posterior.

Deze groeve scheidt den lobus biventer van de rest der hemisfeer.

ELLIOT SMITH ('03) geeft aan dat de sulcus bilateraal ontstaat en wel in het midden van de 5de maand.

BOLK ('06) beschrijft hoe bij een embryo van 27 cm. — d.i. dus in de 5de maand — de sulcus praepyrimalis, zich zijdelings uitgebreid hebbende, den lobus biventer begrenst. Deze groeve vormt dan dus den sulcus inferior posterior in de volwassen kleine hersenen.

BRADLEY ('05) zag de groeven bilateraal ontstaan. Hij geeft hiervan een zeer duidelijke afbeelding welke wij nogmaals geven (fig. 11). INGVAR ('18) sluit zich wat de genese van de groeve betreft, geheel bij BRADLEY aan.

LANGELAAN ('19) noemt als tijdperk van ontstaan de eerste helft van de 5de maand. Hij vermeldt niet of de groeve bilateraal gevormd wordt. Uit de figuur op bladzijde 155 zijner publicatie evenwel blijkt dat zij lateraal het diepst is en mediaanwaarts steeds minder duidelijk wordt. Het is dus wel zeer waarschijnlijk dat deze auteur den sulcus inferior posterior ook het eerst aan den rand van het cerebellum zag optreden.

JACOB ('28) maakt geen melding van het ontstaan der groeve.

Uit zijn figuur 28 mag men echter besluiten dat zijn waarneming conform was aan die van BOLK.

Eigen waarneming leerde ons dat bij het embryo met een totale lengte van plus minus 16 cm. — dus ongeveer 4 maanden oud — de sulcus inferior posterior bilateraal ontstaat. Evenwel met deze bijzonderheid dat de plaats van vorming niet de rand der kleine hersenen is, doch gelegen is tusschen rand en vermis. Onzes inziens wordt de groeve dus het eerst midden in de hemisfeer gevormd. Zie figuur 12 (in den text).

Behalve BOLK — en mogelijk JACOB — is men het er dus algemeen over eens dat de betreffende groeve bilateraal ontstaat ongeveer gedurende de 5de maand. Wij gaan hierin geheel met de anderen mee, zij het dan met in achtname van de bovengenoemde restrictie.

III. Sulcus praetonsillaris sive sulcus inferior anterior.

ELLIOT SMITH ('03) ziet de groeve het eerst optreden aan het einde van de 4de maand en, evenals de sulcus inferior posterior, bilateraal. Gedurende de verdere ontwikkeling wordt de groeve continu met de fissura secunda.

LANGELAAN ('19) beschrijft dat het laterale deel van de fissura secunda ontstaat onafhankelijk van deze groeve in het begin van de 4de maand. Later vloeien de laterale deelen samen met het mediale deel. De dan ontstane fissuur is in de mediaanlijn diep, vervolgens naar lateraal gaande is zij minder duidelijk, behalve aan den rand van het cerebellum waar zij weer diep is¹⁾.

BOLK ('06) en INGVAR ('18) kunnen eveneens het eerste voorkomen van den sulcus in de hemisfeer vaststellen. Dit gebeurt bij embryonen van respectievelijk 11 en 12 cm., d.i. plus minus 4 maanden oud. INGVAR gewaagt daarnaast nog van het feit dat de sulcus praetonsillaris zich niet tot aan den rand der kleine hersenen uitstrekt. Aldus blijft de tonsil met de rest van de hemisfeer in verbinding. Beide schrijvers zijn het er over eens dat de sulcus praetonsillaris continu wordt met de fissura secunda.

¹⁾ Dit was, zooals boven bleek, ook het geval met den sulcus inferior posterior gelijk LANGELAAN deze afbeeldde. Dit is dus een steun voor de opvatting dat de betreffende auteur deze groeve ook bilateraal zag ontstaan.

Onze waarneming sluit zich geheel bij die van BOLK en INGVAR aan: bij een embryo van 12 cm. zagen wij den sulcus praetonsillaris bilateraal ontstaan. Gedurende de verdere ontwikkeling nadert zij steeds meer de fissura secunda — welke zijwaarts uitgroeit — en gaat tenslotte hierin over. Deze continuïteit is voltooid bij het embryo van 13 cm. De groeve ontstaat niet geheel aan den rand van het cerebellum, doch iets meer naar mediaan. In dit opzicht gedraagt zij zich als de sulcus inferior posterior.

Bij het cerebellum van een embryo ter lengte van 15 cm. echter vonden wij dat aan de eene zijde de samensmelting van beide groeven nog niet tot stand was gekomen. Blijkbaar is het tijdstip waarop dit gebeurt aan variatie onderhevig.

IV. Fissura secunda.

Wat het ontstaan en ontwikkeling van deze groeve betreft is er een algemeene eenstemmigheid in de literatuur: gedurende de 4de maand wordt zij gevormd in de mediaanlijn. Zij ontwikkelt zich vervolgens lateraalwaarts en wordt continu met den sulcus praetonsillaris. Wij kunnen dit slechts bevestigen.

V. Fissura praepyrimalis.

Een ieder is het er over eens dat deze groeve kort na de fissura secunda in de mediaanlijn verschijnt en zich zijdelings uitbreidt.

Een strijdpunt is echter of zij overgaat in den sulcus inferior posterior. Dit is het geval volgens ELLIOT SMITH ('03) en LANGE-LAAN ('19).

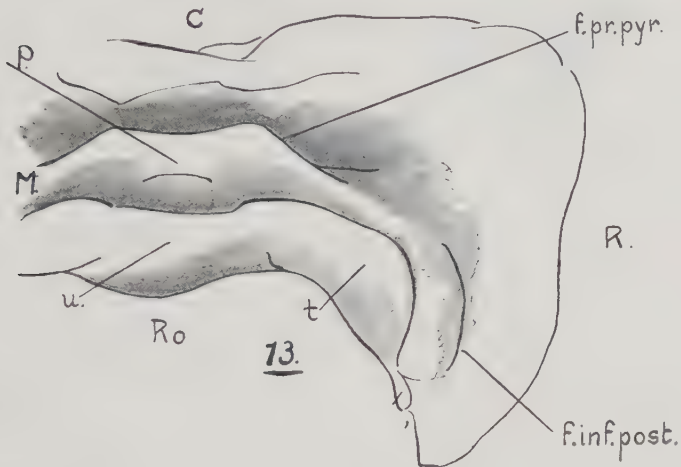
BOLK ('06) vermeldt dat de sulcus inferior posterior tot stand komt, doordat de fissura praepyrimalis zich naar lateraal verlengt. JACOB ('28) is — blijkens zijn figuur 28 — ook deze meening toegedaan.

BRADLEY ('05) gewaagt niet van een overgang. Uit zijn figuur 67 — welke wij overnamen, zie onze afbeelding 11 — zou men dit moeten betwijfelen.

INGVAR ('18) vermeldt het conflueeren van den sulcus praepyrimalis met de fissura parafloccularis.

Onze waarnemingen waren de volgende:

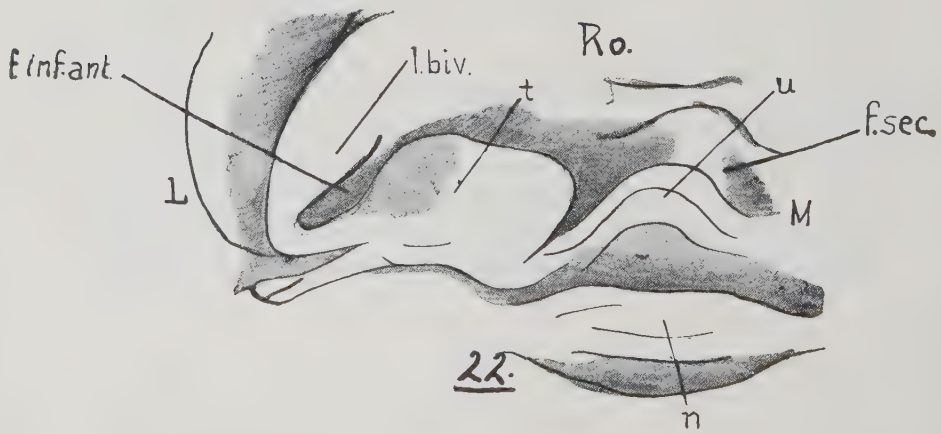
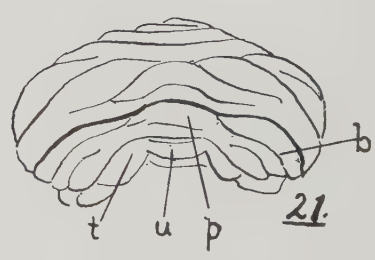
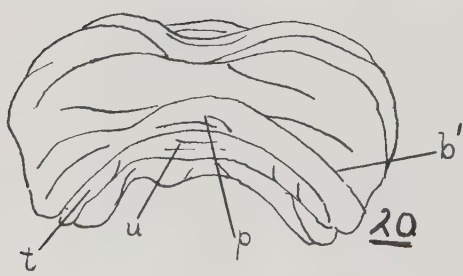
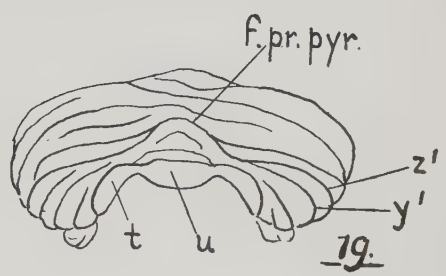
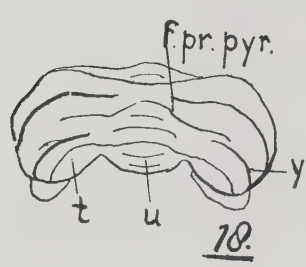
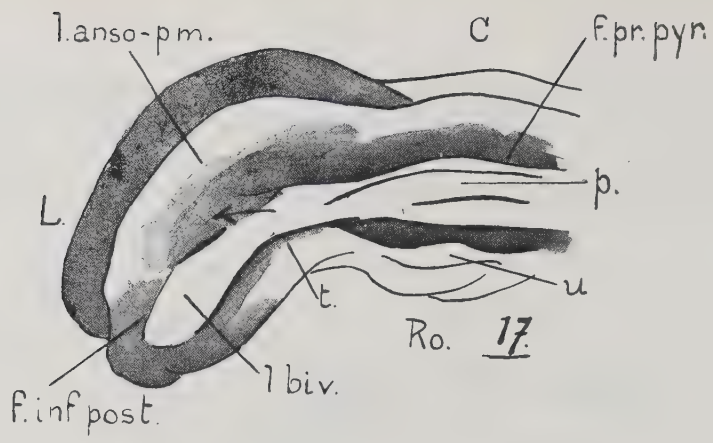
Uit figuur 13 (zie onder) — het cerebellum van een embryo ter lengte van 22 cm. — blijkt dat de sulcus praepyramidalis op eenigen afstand van de mediaanlijn plotseling eindigt. Dit is een opvallend verschijnsel, daar de groeve tot aan het einde toe tamelijk diep is.



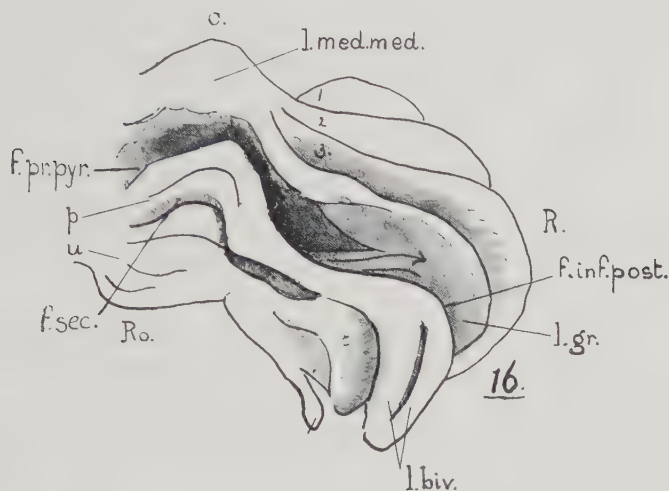
Meer lateraalwaarts begint wat wij noemen een *secundaire* groeve (voor nadere bespreking van dit begrip zie men VI). Lateraal — zij het dan ook niet geheel aan den rand — ontstaat de sulcus inferior posterior. Hiermede is de opinie van BOLK (zie boven) weerlegd.

In een ouder stadium — een embryo van 24 cm. lang — blijkt verder dat de sulcus inferior posterior zijn verloop heeft caudaal van den sulcus praepyramidalis. Zie figuur 14. Tenslotte wordt zij continu met een groeve van de pyramis. Dit is in figuur 15 voorgesteld.

Wanneer wij nu de pyramis en den lobus medius medianus uiteen duwen, dan blijkt, dat zich in de diepte van de zich tusschen deze vermisonderdeelen bevindende groeve een lamel bevindt welke een verbinding vormt tusschen de pyramis en den lateren lobulus gracilis (figuur 16, in den text). De in dit stadium — het embryo is 25 cm. lang — weergegeven toestand is de voortzetting van dien waarvan afbeelding 17, plaat XI, de teekening is. Hieruit blijkt duidelijk dat een deel van de hemisfeer, dorsaal gelegen van den sulcus



inferior posterior, met de pyramis in verbinding staat. Ook in figuur 14 is dit evident.



Het blijkt dus dat de eigenlijke sulcus praepyramidalis maar kort is. Hij wordt op eenigen afstand van de mediaanlijn „overbrugd” door de lamel naar den toekomstigen lobulus gracilis. Oppervlakkig gezien echter lijkt het alsof de sulcus praepyramidalis overgaat in den sulcus inferior posterior. Blijkbaar is de ontwikkeling van de pyramis zoodanig, dat de verbinding met den lobulus gracilis diep in den sulcus praepyramidalis geraakt.

De geschilderde toestand kan gemakkelijk aanleiding geven tot verwarring. En vanuit dit oogpunt bezien is het te begrijpen dat men wat dit betreft in de literatuur zooveel verschillende meeningen ver- tegenwoordigd vindt.

Naar aanleiding van de vermoedelijke meening van BRADLEY (zie onder V) willen wij een enkele opmerking maken. Wij plaatsen daartoe zijn figuren 67 en 70, hier genummerd als figuur 18 en 19. Beiden stellen het menschelijk cerebellum voor in een verschillend stadium van ontwikkeling.

De vergelijking van beide afbeeldingen doet vermoeden dat de in fig. 18 met de letter *y* aangegeven groeve in de andere figuur de groeve is, gemerkt *y*¹. Verder meenen wij dat *Z*¹ in fig. 19 slechts oogenschijnlijk de voortzetting is van fissura III van BRADLEY¹), daar, zooals boven bleek, de fissura prae-

¹) Sive praepyramidalis.

pyramidalis op eenigen afstand van de mediaanlijn eindigt. Wij zijn nu geneigd Z^1 te beschouwen als de groeve welke den lobulus gracilis in haar twee componenten splitst.

Ten aanzien van BOLK'S figuren 164a en 165 kunnen wij nagenoeg hetzelfde opmerken (afb. 20 en 21). De eerste stelt een cerebellum voor in een jonger stadium dan het tweede. Men ziet hoe in fig. 20 de sulcus praepyramidalis zich — schijnbaar — nagenoeg tot aan den rand der kleine hersenen voortzet (b^1) en daarnaast aan den bovenkant een zijtak heeft welke op eenigen afstand van de mediaanlijn eindigt. In de tweede figuur nu ontbreekt deze zijtak. Wij meenen dat de hier door de letter b aangegeven groeve dezelfde is als b^1 en dat de door een dikkere lijn aangegeven sulcus de rostrale zijtak is welke den lobulus gracilis in twee componenten splitst. Dit zou mede in overeenstemming zijn met hetgeen wij boven vermeldde aangaande de aanhechting van den lobulus gracilis aan de pyramis en den lobus medius medianus.

De meening van INGVAR dat de sulcus praepyramidalis zich zou voortzetten in de fissura parafoccularis, kunnen wij niet deelen, gelijk uit het volgende moge blijken.

Op bldz. 354 zijner publicatie vinden wij het volgende: „In einem Stadium von 8.5 cm. Totallänge ist im hinteren Teile des Kleinhirns eine bilaterale tiefe Furche ausgebildet welche kaudalwärts die beiden lateralen Ecken der Kleinhirnanlage abschneidet. Diese abgetrennte Partien . . . bilden den Gyrus floccularis BOLK . . . haben wir hier das Recht diese erwähnte Furche bei dem Menschen als Fissura parafoccularis zu betrachten”.

De gyrus floccularis van BOLK is identiek met den flocculus. De fissura parafoccularis van INGVAR is dus eigenlijk de fissura floccularis. Het uitgangspunt van INGVAR'S redeneering is dus onjuist.

Even verder, bldz. 355, wordt beschreven dat de zoogenaamde fissura parafoccularis overgaat in de „Einkerbung” welke onmiddellijk achter den ballonvormigen aanleg van den lobus ansoparamedianus ligt. In deze „Einkerbung” mondt ook de fissura praepyramidalis. „Wir finden also, dasz auch . . . beim Menschen der Sulcus praepyramidalis und der Fissura parafoccularis konfluieren”.

Deze conclusie lijkt ons niet op haar plaats. Wij willen hier thans nader op ingaan en zullen daartoe ons begrip „*primaire en secondaire groeve*” toelichten.

VI. Zooals de naam reeds aanduidt meenen wij aan het cerebellum twee soorten groeven te kunnen onderscheiden. Deze differentiatie berust op de wijze van ontstaan.

Primair willen wij de groeve noemen die ontstaat doordat twee gebieden welke in de toekomst een in zeker opzicht verschillende functie krijgen, zich van elkaar begrenzen. Als zoodanig noemen wij b.v.: de sulcus uvulo-nodularis, de fissura prima. De *primaire groeve* ontstaat als het ware met „medewerking” van beide gebieden welke door haar worden gescheiden.

Uiteraard zijn de vroeg gevormde sulci allen primair. Een kenmerk van de *primaire groeve* is verder dat zij nauw en diep is.

De *secundaire groeve* scheidt gebieden welker functie in principe dezelfde is. Zij ontstaat pas later in de ontogenie en wel doordat een bepaald gebied zich sterker ontwikkelt dan een daaraan grenzend deel der kleine hersenen. Zij is breed en ondiep en niet scherp begrensd ten opzichte van de omgeving.

Een *secundaire groeve* is onzes inziens de sulcus paramedianus welke den vermis van de hemisfeer scheidt en welke ontstaat door den sterken groei van het laatstgenoemde kleine-hersendeel. Ook de „Einkerbung” van welke INGVAR gewaagt beschouwen wij als zoodanig.

Tengevolge van de verschillende genese der *primaire* en *secundaire groeven* is ook hun richting verschillend. De *primaire* verlopen n.l. in beginsel in transversale richting, de *secundaire* in sagittale.

LANGELAAN ('19) maakt ook reeds onderscheid tusschen twee soorten groeven. De eene wordt gevormd door middel van het volgende proces: „... preceded bij a proliferation of cells ... which is followed by the appearance of a transverse fissure”.

De andere daarentegen „... seems to be formed by differences in growth between the regions adjoining the bottom of the groove. This causes the grooves to be broad and shallow.”

Wij meenen dat aan de *secundaire groeve* — reeds de naam duidt dit aan — niet de beteekenis van een *primaire* toegekend mag worden.

Wanneer nu een *primaire groeve* uitmondt in een *secundaire*, kan den indruk gewekt worden dat de laatste de voortzetting is van de eerste, m.a.w. er een innig verband mee heeft. Dit is onjuist. Wij zouden de situatie willen vergelijken met een spleet in den bodem welke mondt in het dal tusschen twee bergen. De conclusie dat het dal de voortzetting is van de spleet, is foutief.

VII. Thans willen wij de beschouwing der resultaten van het werk van INGVAR verder voortzetten. INGVAR vermeldt, zooals boven bleek, dat de sulcus praepyramidalis mondt in de „Einkerbung” achter de hemisfeer. Aan den anderen kant dezer „Einkerbung” mondt de z.g. fissura parafl occularis uit. Het besluit dat dus beide fissurae in elkaar overgaan is slechts dan juist, wanneer de „Einkerbung” de voortzetting van beide groeven zou zijn. Zooals uit VI blijkt kunnen wij hierin met INGVAR niet meegaan. Bij de beschouwing van het cerebellum is verder duidelijk vast te stellen dat de sulcus praepyramidalis iets terzijde van de mediaanlijn plotseeling eindigt. Tot dit laterale einde toe is zij tamelijk diep. De secundaire groeve — de „Einkerbung” — daarentegen vertoont variatie in uitbreiding en doet zich voor als een inzinking welke, als het ware toevallig, daar ter plaatse aanwezig is.

Wij achten de meening van INGVAR dat de sulcus praepyramidalis en de z.g. fissura parafl occularis in elkaar overgaan, onjuist.

VIII. Het is van belang in dit verband de genese van den menschelijken parafl occulus, voortaan Nebenflocculus HENLE genoemd, te beschouwen. Hieromtrent zijn niet veel gegevens in de literatuur te vinden.

LANGELAAN ('19) beschrijft op bladz. 151 zijner publicatie het gebeuren als volgt: „Onder invloed van den druk, uitgeoefend door de zich ontwikkelende hemisfeeren, atrophieert het laterale deel van de „hemispherical division of the lobus uvulotonsillaris”, met uitzondering van een klein, duidelijk te begrenzen veld, dat vóór den flocculus, tegen den rand van de hemisfeer aanligt. Deze toestand blijft bestaan tot de 6e a 7e maand. Dit kleine veld is het homologon van den parafl occulus van SMITH en de pars tonsillaris van BOLK.” — Op bladz. 164 vinden wij verder het volgende bij de beschrijving van de kleine hersenen van een embryo met den ouderdom van 6 maanden: „Het laterale deel van den lobus uvulo-tonsillaris atrophieert. In het begin wordt dit deel van de lob smaller en vormt zich een bruggetje dat de tonsil met het kleine laterale veld verbindt. Geleidelijk verdwijnen de brug en het laterale veld”.

Dit zou dus beteekenen dat de Nebenflocculus HENLE — sive parafl occulus van SMITH — zou verdwijnen gedurende de 6e maand.

Wij gelooven niet dat dit regel is. Daarvoor is het voorkomen van dit onderdeel bij het volwassen cerebellum te frequent.

Wat het ontstaan van de lob betreft deden wij waarnemingen die iets verschillen van die van LANGELAAN.

Zoowel in schorsrijpingspreparaten als in myelinisatiepreparaten konden wij vaststellen dat de rijping van de schors van den „Nebenflocculus HENLE” steeds parallel verloopt aan die van den flocculus. Hetzelfde geldt voor de mergrijping van beide lobi. — Verder bleek ons bij het onderzoek van de kleine hersenen van een volwassen individu, dat de „Nebenflocculus” gehecht was aan den steel van den flocculus. Wij aarzelen dan ook niet te besluiten, dat de laatstgenoemde lob uit twee deelen bestaat: de flocculus in engeren zin en de „Nebenflocculus”. Hierin gaan wij geheel en al met HAYASHI ('24) mede ¹⁾.

Door middel van de volgende schemata (zie ommezijde) willen wij thans de ontwikkeling en het gedrag van de verschillende groeven in het caudale deel van het cerebellum van mensch en subprimaat met elkaar vergelijken.

Uit deze schemata volgt:

1e. *De ontwikkeling van de sulci praepyramidales geschiedt bij primaat en subprimaat op volkomen gelijke wijze.*

2e. *Hetzelfde geldt ten opzichte van de fissurae secundae.*

3e. *Het gedrag van den sulcus uvulo-nodularis is bij mensch en subprimaat gelijk.*

4e. *De sulcus praetonsillaris ontwikkelt zich bij den mensch op gelijke wijze als de s. intratonsillaris bij het lagere zoogdier. Het eenige verschil is dat de laatste bij den subprimaat aan den rand der kleine hersenen het eerst gevormd wordt, terwijl bij den mensch de s. praetonsillaris op eenigen afstand van den rand het eerst opgemerkt kan worden.*

5e. *De sulcus inferior posterior gedraagt zich bij den mensch op volkomen analoge wijze als de sulcus parafoccularis bij het lagere zoogdier. Het eenige verschil is dat de laatste bij den subprimaat*

¹⁾ Hiermede is in overeenstemming de waarneming van BROUWER ('12) e.a. die in gevallen van atrophia neocerebellaris zoowel den flocculus als den „Nebenflocculus HENLE” intact vonden.

Mensch.

Groeve	Ontwikkeling in med. lijn	Ontwikkeling aan den rand	Ontwikkeling midd. in hemisfeer	Groei naar lat.	Groei naar med.	Conflueerend met	Bijzonderheden
Uvulo-nodularis	+			—		fiss. floccularis	
Secunda	+			+		fiss. praeton- sillaris	
Praepyrimaldis	+			+			schijnbare conti- nuiteit met f. inf. posterior. Echter overbrugging door lobulus gra- cilis
Praetonsillaris			+	+	+	fiss. secunda	
Inferior posterior			+	+	+		schijnbare conti- nuiteit met f. prae- pyramidalis. Gaat over in groeve van pyramis
Subprimaat.							
Uvulo-nodularis	+			—		fiss. floccula- ris. S. postero- lateralis	
Secunda	+			+		fiss. intraton- sillaris	
Praepyrimaldis	+			+			schijnbare conti- nuiteit met f. para- floccularis over- brugd door lobus paramedianus
Intratonsillaris		+			+	fiss. secunda	
Parafloccularis		+			+		schijnbare over- gang in f. prae- pyramidalis. Ech- ter continuïteit met groeve van pyramis.

aan den rand der kleine hersenen gevormd wordt in tegenstelling tot den sulcus inferior posterior van den mensch.

6e. Het gedrag van den sulcus praetonsillaris ten opzichte van de fissura secunda is gelijk aan dat van den sulcus intratonsillaris ten opzichte van deze groeve.

7e. Dit geldt ook voor de sulci inferior posterior en paraflocularis ten aanzien van den sulcus praepyramidalis.

Op grond van deze zeven punten meenen wij te mogen besluiten tot de homologie van den sulcus praetonsillaris met de fissura intratonsillaris en van den sulcus inferior posterior met de fissura paraflocularis.

Het verschil betreffende de plaats van ontstaan van deze groeven hetzij aan den rand van het cerebellum, hetzij midden in de hemisfeer, achten wij niet doorslaggevend, gezien de sterke ontwikkeling van de hemisfeer bij den mensch, waardoor het zeer wel mogelijk kan zijn dat de plaats van eerste vorming mediaanwaarts kan zijn verschoven.

Uit het bovenstaande volgt dat de paraflocculus van den subprimaat homoloog is met den lobus biventer en de tonsil van den mensch.

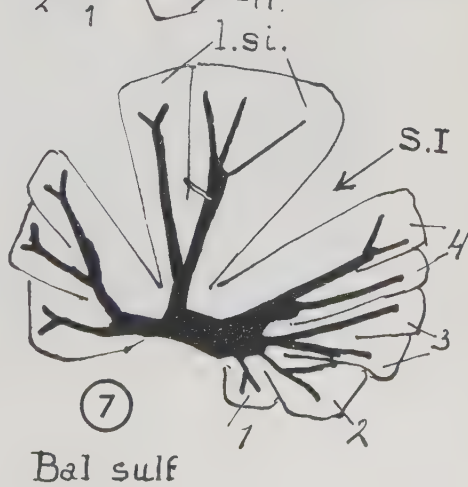
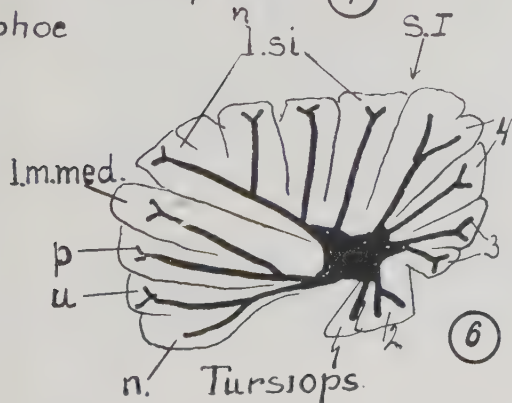
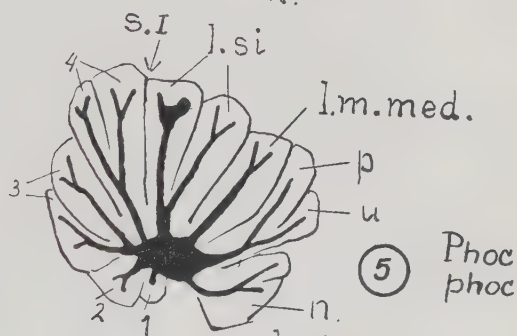
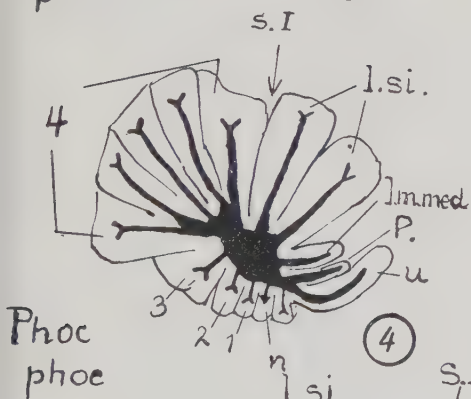
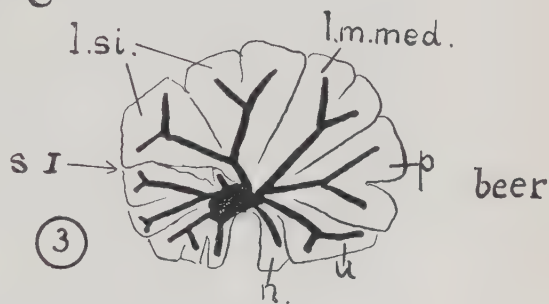
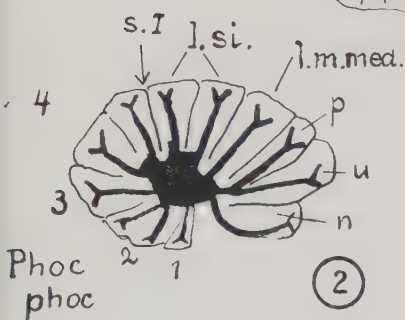
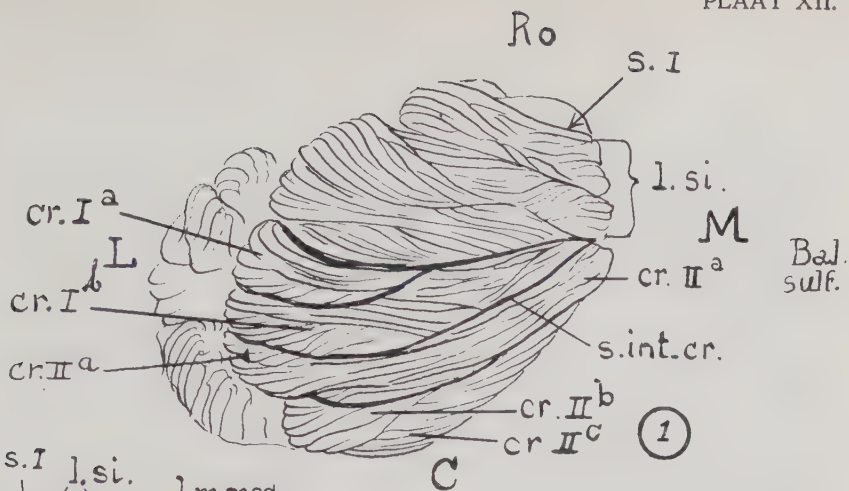
Wij zien dus dat de gegevens welke de embryologie ons verstrekt ons tot dezelfde conclusie leiden als die, welke wij putten uit het onderzoek van de cerebella van volwassen individuen.

FIGUURVERKLARING.

- Fig. 1. Cerebellum van *Balaenoptera sulphurea*. Linker helft, gezien van dorsaal.
 Fig. 2. *Arbor vitae* van *Phocaena phocaena*.
 Fig. 3. *Arbor vitae* van *Ursus arctos*.
 Fig. 4. *Arbor vitae* van *Phocaena phocaena*, volgens RILEY, door ons gewijzigd.
 Fig. 5. *Arbor vitae* van *Phocaena*, ontleend aan BOLK.
 Fig. 6. *Arbor vitae* van *Tursio tursiops*.
 Fig. 7. *Arbor vitae* van *Balaenoptera sulphurea*.
 Fig. 8. *Arbor vitae* van den vos (*Vulpes vulpes*.).
 Fig. 9. *Arbor vitae* van *Phocaena phocaena* volgens RILEY.
 Fig. 10. Cerebellum van *Ursus arctos*. Rechter helft, gezien van dorsaal.
 Fig. 11. Cerebellum van *Tursio tursiops*. Rechter helft gezien van dorsaal.
 Fig. 12. Cerebellum van *Ursus arctos*. Rechter helft, gezien van caudaal.
 Fig. 13. Cerebellum van den hond. Rechter helft, gezien van caudo-lateraal.
 Fig. 14. Cerebellum van *Tursio tursiops*. Rechter helft, gezien van basaal.
 Fig. 15. Cerebellum van *Tursio tursiops*. Linker helft, gezien van dorsaal.
 Fig. 16. Cerebellum van *Tursio tursiops*. Linker helft, gezien van caudaal.
 Fig. 17a. Cerebellum van *Tursio tursiops*. Linker helft, gezien van rostro-ventraal.
 Fig. 17b. Schema van lamellenketen van den paraflocculus van *Tursiops*.
 Fig. 18. *Arbor vitae* van *Balaenoptera sulphurea*.
 Fig. 19. Cerebellum van den walvisch. Rechter helft, gezien van caudaal.
 Fig. 20. Transversaalcoupe door het cerebellum van de kat.
 Fig. 21. Cerebellum van den walvisch. Rechter helft, gezien van basaal.
 Fig. 22. Cerebellum van den hond. Rechter helft, gezien van dorsaal.

In onze figuren hebben de afkortingen de volgende beteekenis:

C.: caudaal.	l.pm.: lobus paramedianus.
cr.Ia: eerste deel van het crus primum lobi ansati.	l.si.: lobulus simplex.
cr.Ib: tweede deel van het crus primum lobi ansati.	M.: mediaan.
cr.IIa: eerste deel van het crus secundum lobi ansati.	N.: nodulus.
cr. IIb: tweede deel van het crus secundum lobi ansati.	P.: pyramis.
cr.IIc: derde deel van het crus secundum lobi ansati.	pfl.: paraflocculus
D.: dorsaal	R.: rechts.
L.: links.	Ro.: rostraal.
l.m.med.: lobus medius medianus.	S.I: sulcus primarius.
	s.int.cr.: sulcus intercruralis.
	U.: uvula.
	V.: ventraal.
	ve.: vermis.



HOOFDSTUK IV.

Het cerebellum der Cetaceeën.

I. Het is van belang na te gaan of de diverse onderdeelen der kleine hersenen van den subprimaat terug te vinden zijn in die der Cetaceeën. De pogingen die men eerder aangewend heeft stuiten steeds op groote moeilijkheden. Deze sproten voort uit het feit dat de arbor vitae bij deze dieren afwijkend gevormd is vergeleken met die der andere zoogdieren, en doordat de geheele vorm van het orgaan zeer verschilt van dien welke wij gewend zijn bij de overige subprimaten aan te treffen.

Wij zullen beginnen met een algemeene vergelijking van het Cetaceeën cerebellum, (fig. 1, plaat XII), met dat van den mensch (fig. 2, plaat III).

In beide gevallen zijn de kleine hersenen opgebouwd uit lamellen welke nagenoeg dezelfde richting hebben. Bij den mensch is dit uitwendig aspect ontstaan doordat het cerebellum met het uiterlijk, eigen aan dat van den subprimaat, zich verder, vooral ook in de breedte, ontwikkeld heeft. Het ligt voor de hand bij de Cetaceeën een dergelijke oorzaak aan te nemen. ook hier hebben zich de lobi ansoparamediani zeer sterk ontwikkeld, hetgeen tot gevolg heeft dat ook hier de lamellen een overwegend transversaal verloop hebben en dat de dwarse afmeting de sagittale ver overtreft (GULDBERG, '86). BOLK ('06) geeft aan dat bij de Cetaceeën de sulcus paramedianus — dit is de groeve welke den vermis ten opzichte van de hemisfeer begrenst — zich ver naar voren uitstrekt. Nu meenen wij dat deze sulcus een *secundaire* groeve is — zie bij het embryologische gedeelte, D, VI — welke tot stand komt door sterken groei van een der gebieden door den sulcus begrensd. Dat nu de fissura paramedianus zich ver naar rostraal uitstrekt — van welk feit ook wij ons overtuigd hebben — pleit mede voor de opvatting dat de hemisfeer bij de Cetaceeën zich sterker ontwikkeld heeft dan dit met den vermis het geval is.

Tenslotte komt de versterkte groei tot uiting in den arbor vitae. Bij den mensch vertoont de arbor n.l. in het mediaanvlak niet het karakteristieke beeld zooals het door BOLK beschreven is en zooals

dit bij nagenoeg elk zoogdier te vinden is. In een coupe meer lateraal gemaakt vinden wij echter wel dit beeld. Het is nu gemakkelijk voor te stellen, dat door den sterken groei die hier plaats vindt, het deel van het cerebellum in de mediaanlijn zich door ruimtebeperking niet heeft kunnen ontplooiën. Hierdoor treedt samenpersing op en de arbor wordt als het ware samengedrukt. Daar de groei voor een belangrijk deel in den lobus posterior plaats vindt — met name ontwikkelt zich de paraflocculus zeer sterk — zal vooral hier de samenpersing evident zijn. Wij vinden dan ook dat hier de mergstralen van tuber, pyramis en uvula vanuit één punt ontspringen, of dat die van de uvula een zijtak is van den mergstraal welke tot de pyramis behoort, iets wat bij de andere zoogdieren normaliter niet voorkomt.

Bij de Cetaceeën nu vinden wij eveneens een afwijkenden arbor. In overeenstemming met de verschijnselen bij het menschelijk cerebellum, hier boven beschreven, aarzelen wij niet eenzelfde oorzaak hiervoor aan te wijzen. Hoofdzakelijk is ook hier de lobus posterior samengedrukt zooals uit den arbor van *Phocaena phocaena*, de bruinvisch, moge blijken.

Als vergelijkingsobject kozen wij den arbor van den ijsbeer. Dit grondden wij op het feit dat, zooals bekend, de Cetaceeën afstammen van op het land levende carnivoren, welke tijdens het tertiair naar het water teruggekeerd zijn (ABEL). In het cerebellum van *Ursus arctos* is dus mogelijk nog een enkele trek van dat van de voorouders der Cetaceeën (en daardoor ook van deze diersoort zelf) te vinden ¹⁾.

II. Bij *Phocaena* kost het weinig moeite den lobus anterior te begrenzen. (fig. 2), daar deze lob vier mergstralen bezit evenals die van den beer (fig. 3).

Bij dit laatste dier blijkt nu verder de lobulus simplex een dikken mergstraal te bezitten welke zich op een hooger niveau in tweeën splitst. Bij *Phocaena* is de situatie nagenoeg gelijk. De splitsing geschiedt echter even dorsaal van de mergkern, met andere woorden: de gemeenschappelijke mergstam is maar kort. Bezien wij vervol-

¹⁾ SLIJPER ('36) komt aan de hand van literatuurstudie tot het besluit dat de Cetaceeën afgeleid gedacht moeten worden van een stamgroep, welke leefde gedurende het Krijt of het Eoceen en van welke zoowel de ungulaten als de carnivoren af zouden stammen.

gens de mergkern van den beer, dan valt op, dat deze kern na afgifte van den tot den lobulus simplex behoorenden tak plotseling sterk in volume afneemt. Hetzelfde doet zich voor bij den bruinvisch.

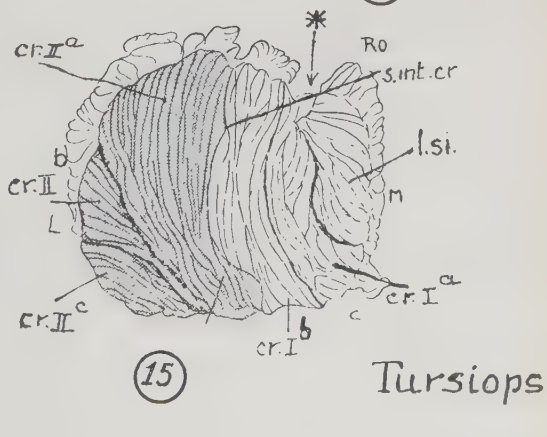
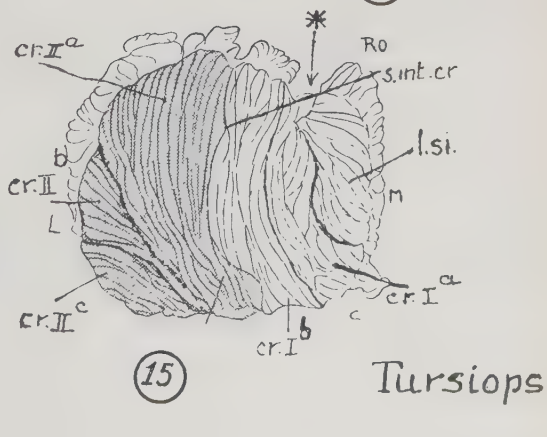
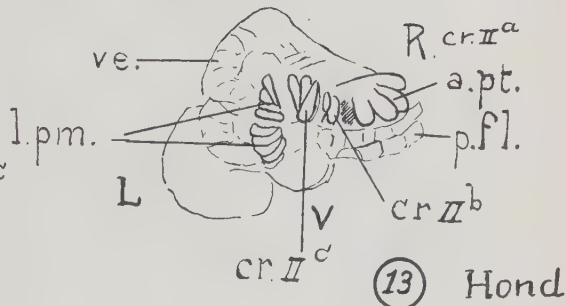
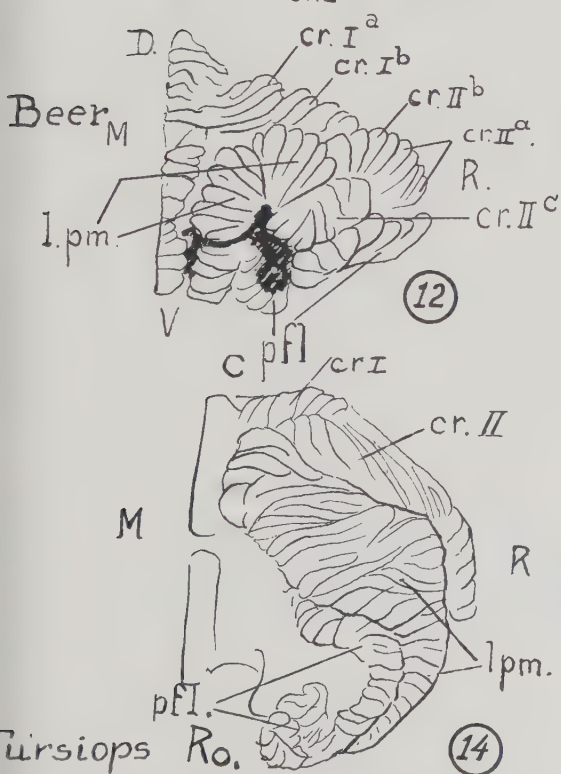
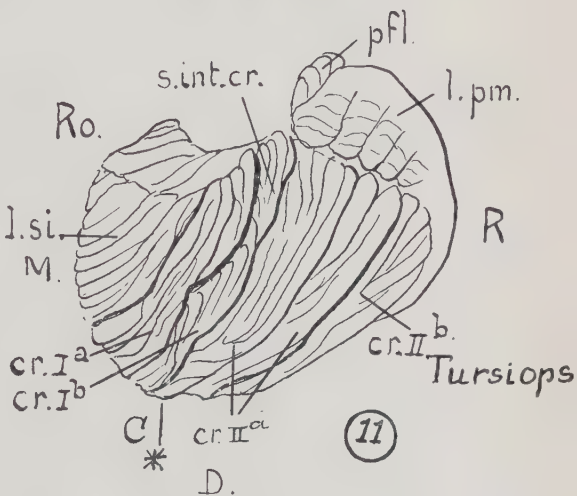
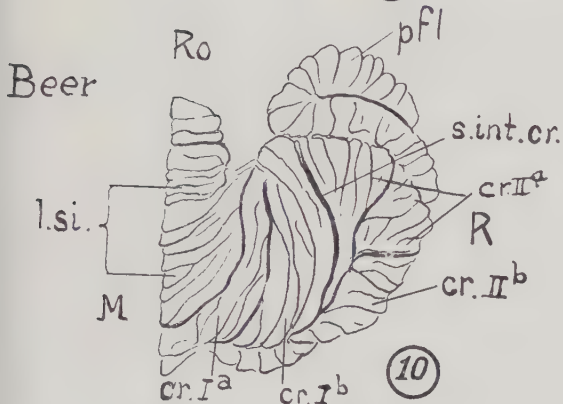
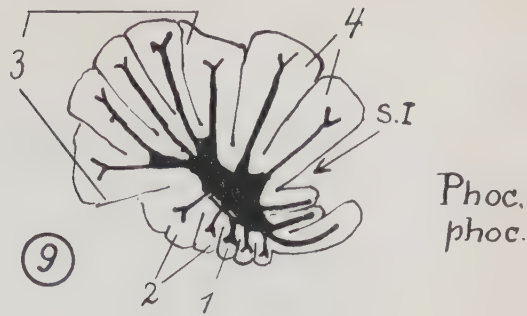
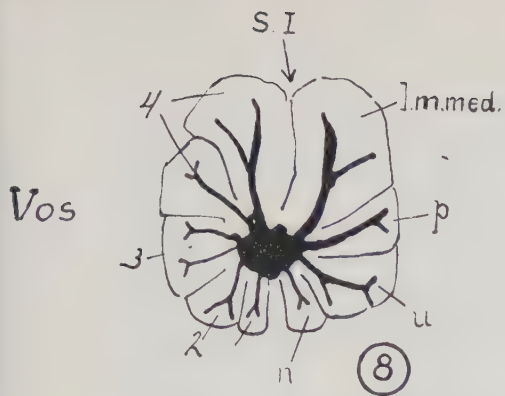
De eerste mergstraal welke wij vervolgens naar caudaal gaande bij *Ursus* vinden behoort tot den lobus medius medianus. Hiervan splitst zich de mergstraal van de pyramis af en aan den voet van dezen mergstraal vindt die van de uvula haar oorsprong. — Bij *Phocaena* nu vinden wij een toestand welke zeer veel op de hier beschrevene gelijkt: de tak van den lobus medius medianus staat weliswaar apart, doch die van de uvula splitst zich van den mergstraal behorende tot de pyramis af.

Tenslotte vinden wij bij beide dieren als meest caudale tak die van den nodulus.

Geheel dezelfde verhoudingen vinden wij bij den arbor van *Phocaena* welken RILEY ('28, '29) afbeeldt in zijn publicaties (fig. 4).

Het arborbeeld van den lobus posterior dat BOLK geeft van *Phocaena* — fig. 5 — kan als volgt beschreven worden. De mergstralen van lobus medius medianus en pyramis hebben een gemeenschappelijken stam en verder is die van de uvula een zijtak van den mergtak welke bij de pyramis behoort. Dit komt dus geheel en al met de boven vermelde verhouding der arbor-vertakkingen overeen. Een ietwat afwijkend beeld vinden wij bij *Tursio tursiops*, een andere bruinvischsoort (fig. 6). De mergtakken van den lobulus simplex zijn hier zeer duidelijk. Ook de volumevermindering van de mergkern na afgifte van deze takken is evident. De takken van pyramis en lobus medius medianus hebben een gemeenschappelijken stam, doch die van de uvula splitst zich van den tot den nodulus behoorenden mergtak af. Dit schijnt vreemd. Wij mogen evenwel niet vergeten dat de lobus flocculo-nodularis bij deze waterdieren zeer in betekenis is toegenomen vergeleken met de dieren welke op het land leven. Dientengevolge is de nodulus grooter geworden.

Tenslotte beelden wij hiernaast af een figuur van den arbor van den walvisch (fig. 7). Helaas was het preparaat in het caudale mediane gedeelte iets beschadigd. Duidelijk is evenwel de korte dikke mergstam van den lobulus simplex, welke stam zich ook hier weer splitst in tweeën. Ook lette men hier weer op de volumeafname van de mergkern zooals die boven beschreven is.



III. Resumeerende kunnen wij zeggen dat de vergelijking van den arbor vitae der Cetaceeën met die van den ijsbeer ons het volgende leert:

a. De vertakkingen in den lobus anterior zijn bij beide soorten gelijkvormig.

b. De mergstam van den lobulus simplex is steeds terug te vinden. Ook het typische gedrag van dezen mergstam komen wij telkens weer tegen.

c. Dit is ook het geval met de volumeafname van de mergkern onmiddellijk caudaal van den onder b genoemden mergstraal.

d. Ook de arbor van den lobus posterior is tamelijk constant. Reeds bij den beer doet zich voor dat de vertakkingen welke behooren tot den lobus medius medianus en de pyramis één gemeenschappelijken mergstam hebben en dat die van de uvula aan den voet hiervan ontspringt. Dit verschijnsel of een variatie hiervan vinden wij bij de Cetaceeën ook terug.

IV. Bezien wij evenwel den arbor van b.v. den vos (fig. 8, plaat XIII), dan blijkt dat de takken van nodulus, uvula, pyramis en lobus medius medianus geen gemeenschappelijken mergstam hebben, in welke combinatie dan ook.

Dit is ook bij andere subprimaten het geval. (Hierop berust trouwens onder meer de indeeling van het cerebellum volgens BOLK).

Wij kunnen dus vaststellen dat reeds bij den beer de samenpersing der kleine hersenen optreedt welke verder ook bij de Cetaceeën aanwezig blijkt te zijn. Bij den beer is dus reeds vergeleken met den vos een versterkte groei aanwezig, hetgeen — naast het uiterlijk van den arbor — verder blijkt uit den vorm van het cerebellum en uit de rangschikking der lamellen. Hierop komen wij straks terug.

V. *Wij meenen dus in staat te zijn, alle onderdeelen welke wij aan den arbor van Ursus arctos kunnen onderscheiden, ook bij de Cetaceeën terug te vinden.*

RILEY ('28, '29) komt tot een andere indeeling van het cerebellum van Phocaena. Dit berust op twee feiten:

a. Onzes inziens ziet deze auteur in den lobus anterior een tak over het hoofd. Dientengevolge vindt hij den sulcus primarius te veel naar caudaal.

b. RILEY zoekt den flocculus, paraflocculus en de laterale uitbreiding van sublobulus C en gaat hun verbindingen met den vermis na. Nu is dit een dubieus

uitgangspunt, daar de homologisatie van deze lobben in het cerebellum der Cetaceën nog lang niet vaststaat. Wij kunnen het resultaat van het onderzoek van RILEY niet bijvallen. Men vergelijke hiertoe fig. 4, (door ons gewijzigd) met de oorspronkelijke van dezen auteur (fig. 9).

BOLK ('06) vermeldt dat bij *Phocaena* de sulcus primarius niet te onderscheiden valt. JELGERSMA ('34) is dezelfde meening toegedaan. Zooals boven bleek, meenen wij wel degelijk in staat te zijn den lobus anterior te begrenzen. De fissura prima is onzes inziens zeker aan te wijzen.

Thans zullen wij het uitwendig oppervlak beschouwen.

VI. RILEY ('29) poogt de lobben van het cerebellum der Cetaceën te homologiseeren met die van de andere subprimaten. Hij gaat hiertoe evenwel uit van de lobben zelf zooals wij boven reeds vermeldden. Dit is geen juist uitgangspunt. FLATAU en JACOBSON ('99) trachten de lobben van de menschelijke kleine hersenen bij den walvisch terug te vinden. Sinds BOLK hier met nadruk op gewezen heeft weten wij echter dat deze praemisse foutief is, daar het menschelijk cerebellum het meest samengesteld van bouw is.

Ons uitgangspunt zal zijn de *arbor vitae*, terwijl onze beschouwing betreft de cerebella van den ijsbeer en van *Phocaena*.

a. Zooals boven bleek is onzes inziens de *lobus anterior* goed te begrenzen. Het uitwendig oppervlak vertoont bij beide dieren concentrische lamellen welke, convex naar caudaal, ononderbroken doorloopen van links naar rechts. De lobus anterior is bij *Phocaena* slechts in geringe mate ontwikkeld.

b. De *lobulus simplex* is bij den beer zeer evident. Doch ook is dit bij den bruinvisch het geval. Men vergelijke hiertoe de figg. 10 en 11 welke de kleine hersenen van deze dieren, gezien van dorsaal, weergeven. De overeenkomst van den lobulus simplex in deze beide gevallen is én in uiterlijk — voor zooverre het de lamellen betreft — én door de caudale grens van deze lob — met een dikke lijn aangegeven — treffend.

c. Het *crus primum* is bij den beer samengesteld uit lamellen welke nagenoeg evenwijdig loopen (fig. 10). Het crus heeft een slank uiterlijk en correspondeert met den lobus medius medianus. De lob wordt door een groeve, dieper dan de andere, duidelijk in twee deelen — aangegeven door *cr. Ia* en *cr. Ib* — gesplitst. De sulcus intercruralis vindt haar laterale einde ongeveer daar waar de caudale grens van den lobulus simplex den rand van het cerebellum bereikt.

Bij *Phocaena* kan de samenhang van de lob, onmiddellijk caudaal van de door ons als lobulus simplex geïdentificeerde lob met een bepaald deel van den vermis niet vastgesteld worden. In verband met de vertakkingen van den arbor vitae in den lobulus simplex, ligt het echter voor de hand dat deze lobus correspondeert met den tak welke in fig. 2 is aangegeven door l.m.med. De samenstelling van de aldus te begrenzen lob is, zooals uit fig. 11 mag blijken, uit nagenoeg evenwijdige lamellen.

De duidelijke caudale grens is een groeve, dieper dan de andere, welke haar laterale einde heeft ongeveer daar waar de achtergrens van onzen lobulus simplex den rand van het cerebellum bereikt (in fig. 11 is dit laatste niet zichtbaar).

Ook deze lob is in twee gedeelten te splitsen. Men ziet dat in de groeve, welke deze deelen van elkander scheidt, secundaire sulci hun oorsprong hebben (zooals uit fig. 10 blijkt is dit bij *Ursus* ook met den sulcus tusschen de deelen *cr. Ia* en *cr. Ib* het geval). In elk opzicht vinden wij overeenkomst van de door ons beschreven lob met het *crus primum* van den beer.

d. Bij den beer bestaat het *crus secundum* uit lamellen welke, van mediaan naar lateraal gaande, steeds meer in lengte toenemen. Tegelijk verandert hun richting: mediaan is die ongeveer loodrecht op het verloop welke de lamellen van het *crus primum* hebben, lateraal-waarts nemen gene steeds meer dezelfde richting als die van het *crus primum*. In fig. 10 en 12 is het een en ander weergegeven.

Verder kunnen wij aan het *crus secundum* duidelijk drie gedeelten onderscheiden, aangegeven door *cr. IIa*, *cr. IIb* en *cr. IIc*.

Fig. 11 laat zien dat bij *Phocaena* de lamellen, gelegen onmiddellijk caudaal van de door ons als het *crus primum* beschreven lob, dezelfde richting hebben als de lamellen van deze lob. Geleidelijk verandert evenwel deze richting waarbij de lamellen zich gedragen als de spaken in het wiel waarvan de as zich bevindt bij * in fig. 11. Plotseling worden de lamellen zeer veel korter. Hun richting is dan ongeveer loodrecht op die van ons *crus primum*. Het is, alsof een andere lob zich bevindt naast degene welke zoo juist beschreven is. Dat beide deelen evenwel bij elkaar behooren leert ons het feit dat hun lamellen aan het mediale einde convergeeren en alle in één punt samenkomen.

Wij hebben hier dus voor ons een lob welke oogenschijnlijk uit twee gedeelten is samengesteld. De eerste dezer componenten be-

staat uit lamellen welke eerst ongeveer evenwijdig zijn aan die van ons *crus primum*, maar langzamerhand van richting veranderen, tot plotseling de tweede component optreedt die kortere lamellen bezit welke een grooten hoek maken met die van ons *crus primum*. De hier beschreven lob nu achten wij homoloog te zijn met het *crus secundum*.

De groeve caudaal van ons *crus primum* is dan dus de *sulcus intercruralis*. Zooals wij boven reeds aangaven, heeft zij een praktisch identiek verloop aan dien bij *Ursus*.

Alvorens onze aandacht aan het basale deel van het cerebellum van *Phocaena* te schenken, willen wij enkele woorden wijden aan de groeve welke dit deel van het dorsale gedeelte scheidt.

VII. Op zijn beurt wordt ons *crus secundum* bij *Phocaena* begrensd door een diepe groeve welke men in het algemeen beschouwt als den *sulcus parafloccularis*.

Zooals bekend vormt deze groeve de grens tusschen den *paraflocculus* en de rest der hemisfeer.

Wanneer wij nu nog eens de figg. 10 en 11 vergelijken, dan valt onmiddellijk de gelijkenis op in vorm van het cerebellum. Bij de beer nu is de *paraflocculus* een groote lob welke zich, van onder de hemisfeer, ver naar rostraal uitstrekt. Het ligt nu voor de hand om den lobus welken wij bij *Phocaena* op de overeenkomstige plaats vinden, eveneens als den *paraflocculus* te beschouwen. Deze lob wordt door een groeve van de rest van het corpus cerebelli gescheiden. Op deze plaats bevindt zich bij den beer de *fissura parafloccularis*. Het homologiseeren schijnt dus gemakkelijk.

Onzes inziens is de gebruikelijke homologisatie echter onjuist, daar de naar rostraal uitstekende lob voor het grootste gedeelte gevormd wordt door den lobus *paramedianus* en slechts voor een klein deel door den *paraflocculus*, gelijk uit het volgende moge blijken.

De volgende feiten kunnen vastgesteld worden:

1. De phylogenie in aanmerking genomen en gezien de overeenkomst welke wij tot nu toe hebben kunnen vaststellen met de kleine hersenen van den beer, meenen wij dat ook de nog niet besproken lobben van dit orgaan bij de Cetaceëen aanwezig zijn.

2. Wij verwachten dus ook dat de lobus *paramedianus* aanwezig zal zijn. Aangezien echter het dorsale deel van het cerebellum

der Cetaceeën — d.i. dat deel dat ventraal door den z.g. sulcus parafloccularis begrensd wordt — door de crura ingenomen wordt, moet de lobus paramedianus noodzakelijk haar plaats vinden in het basale deel van het orgaan.

3. Bij den beer is de lobus paramedianus in verhouding sterker ontwikkeld dan b.v. bij den hond. De vergelijking van de figg. 12 en 13 maakt dit voldoende duidelijk.

4. Gezien de ervaringen, welke wij opdeden bij de beschouwing van de crura cerebelli van beer en Phocaena, verwachten wij dus ook bij de Cetaceeën een lobus paramedianus te vinden welke sterk in grootte is toegenomen.

De homologisatie van de zoo juist beschouwde groeve met den sulcus parafloccularis berustte op de volgende feiten:

1. Men deelde het dorsale deel op een andere wijze in, waardoor de lobus paramedianus ook hierin haar plaats vond. Daar de betreffende auteurs — RILEY ('28, '29) WILSON ('33) — echter van de onder *Vb* genoemde praemisse uitgingen, hechten wij aan dit resultaat van hun onderzoek weinig waarde.

2. De gedachte aan de nauwe relatie welke zou bestaan tusschen paraflocculus en flocculus, of soms zelfs de identificatie van deze lobben met elkaar. De lobus flocculo-nodularis is bij deze waddendieren zeer veel in belang toegenomen. Hieruit meende men — volkomen onjuist — te mogen besluiten, dat dit ook voor den paraflocculus zou gelden. — In dit verband is het veelzeggend dat men vroeger flocculus en paraflocculus onder één naam samenbracht (*formatio vermicularis* BOLK, lobus flocculi ELLIOT SMITH).

3. Verder is zonder twijfel de meening van BOLK, dat de paraflocculus in relatie zou staan met de staartmusculatuur, van invloed geweest op het denken van de latere onderzoekers.

Deze opinie van BOLK weerleggen wij met beslistheid. — (Zie *Physiologisch gedeelte*).

De punten onder 1, 2 en 3 genoemd brachten mede dat men algemeen geloofde dat bij de Cetaceeën de paraflocculus zeer sterk ontwikkeld is en nagenoeg het geheele basale deel van het cerebellum inneemt.

Wij kunnen deze meening niet onderschrijven. De groeve welke het dorsale deel van het basale scheidt is niet het homologon van

den sulcus parafloccularis. Bij de bespreking van het cerebellum van den walvisch komen wij hierop terug. (X, e).

VIII. Bezien wij thans de ventrale zijde der kleine hersenen bij *Phocaena*, dan blijkt dat het basale gedeelte uit twee lobben is opgebouwd. De eerste, aangegeven door l.p.m. in fig. 14, welke dorsaal door den z.g. sulcus parafloccularis wordt begrensd, is tamelijk breed, en strekt zich ver uit naar rostraal en lateraal. De lamellen verlopen hoofdzakelijk in transversale richting.

De tweede lob is van de eerste gescheiden door een duidelijke groeve. Verder is zij samengesteld uit korte lamellen, welke zoodanig gerangschikt zijn dat zij in de lob als het ware een keten vormen met een lang — naar lateraal verloopend — been en een kort mediaanwaarts terugkeerend been (pfl. in fig. 14).

Gezien de homologisatie van de crura beschouwen wij de boven beschreven eerste lob als den lobus paramedianus en de volgende lamellenketen als den paraflocculus. Indien deze zienswijze juist zou zijn volgt hieruit, dat deze lobus ook bij *Phocaena* het karakteristieke uiterlijk heeft zooals wij dat bij de andere carnivoren kennen ¹⁾.

Wij komen dus tot een geheel ander resultaat dan BOLK, die meende dat de lobus paramedianus bij de Cëtaceeën in het dorsale gedeelte is opgenomen.

IX. Thans beschouwen wij het cerebellum van *Tursio tursiops*, den dolfijn.

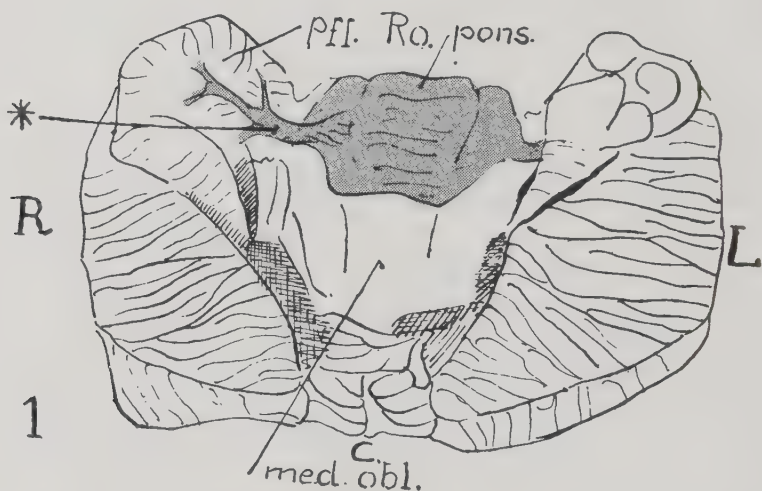
a. Bij de bespreking van den arbor vitae van dit dier bleek, dat ook hier de vertakkingen, behoorende bij de *lobi anterior* en *simplex* betrekkelijk gemakkelijk te vinden zijn. Dientengevolge kost ook het bepalen van de grootte dezer lobben aan het uitwendig oppervlak weinig moeite.

Wij vinden in beide gevallen weer de concentrische lamellen

¹⁾ Wij hebben eerst getwijfeld of dit lobje niet de flocculus zou kunnen zijn. Dit is echter niet het geval daar de topographie van den flocculus anders is. Daarnaast zagen wij aan een der door ons onderzochte cerebella van *Phocaena* duidelijk een dikken vezelbundel welke zich van den pons naar de lob in kwestie begaf (zie textfig. 1). Dit beteekent dus dat deze lob tot het neocerebellum behoort, in tegenstelling tot den flocculus. Ponsvezels zijn hierin nog niet aangevend.

welke op den vermis niet onderbroken worden (fig. 15). De lobus anterior is zwak ontwikkeld.

b. Gelijk bij *Phocaena* het geval was kunnen wij op de over-

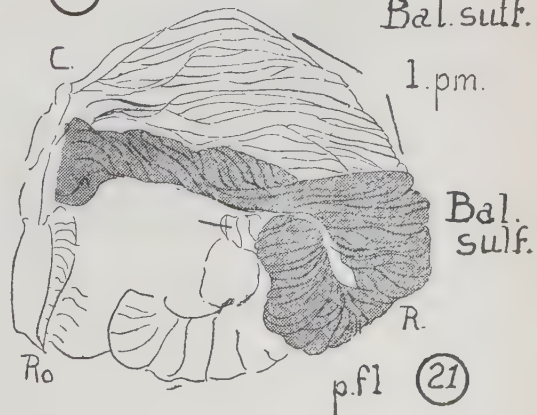
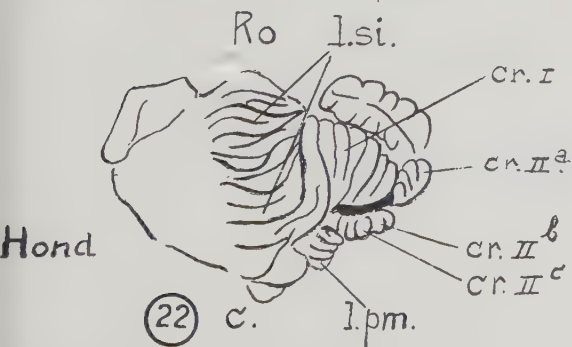
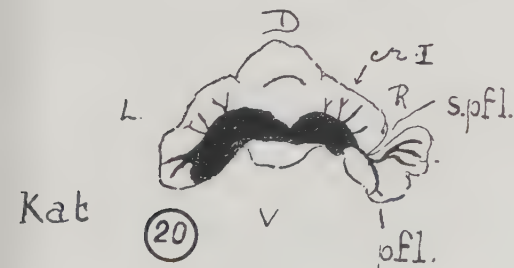
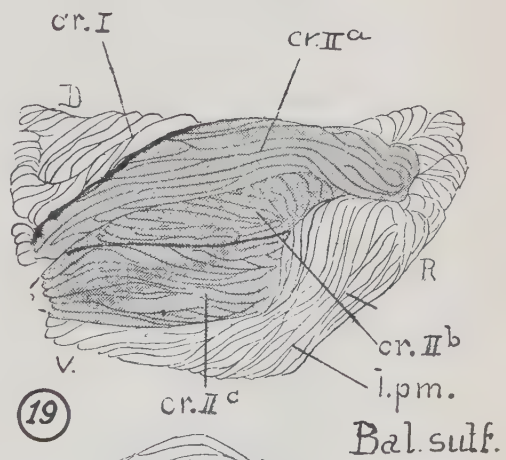
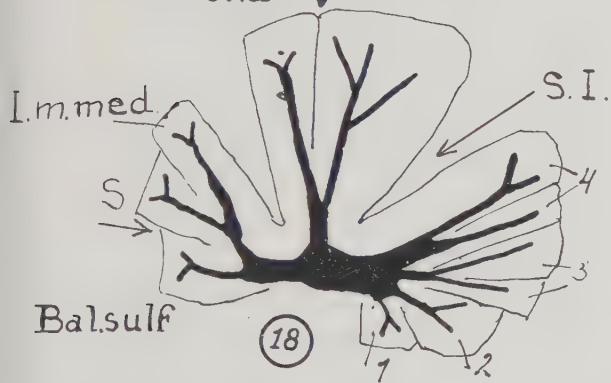
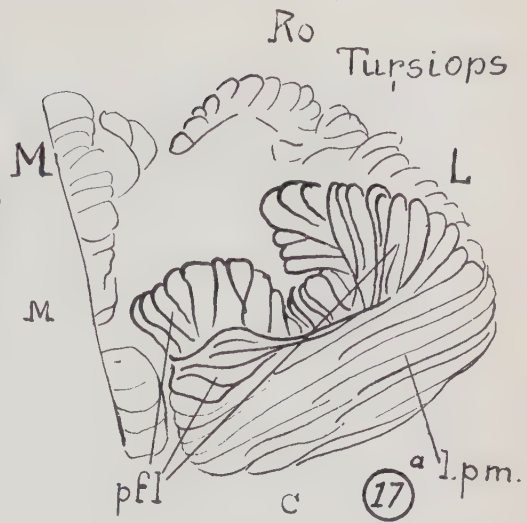
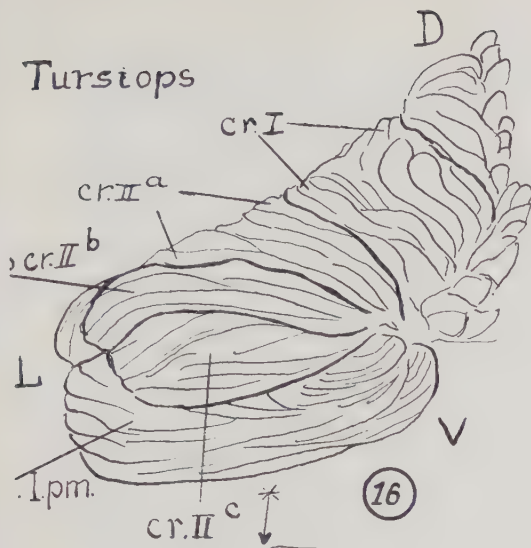


Basale zijde van het cerebellum van *Phocaena communis*. De pons is grijs getint. Aangegeven is een duidelijke vezelbundel, welke vanuit den pons tot in de door ons als paraflocculus beschouwde lob te vervolgen is (*).

eenkomstige plaats, waar zich bij den beer het *crus primum* bevindt, bij *Tursio* een lob vinden welke hiermede veel overeenkomst vertoont — men vergelijke de figg. 10 en 15 — en wel ten opzichte van de algemeene gedaante, voor zooverre het het lamellenverloop betreft, alsook ten opzichte van het feit dat de betreffende lob ook bij den dolfijn in twee componenten is gesplitst door een diepere groeve.

Deze deeling is duidelijk te constateeren wanneer men de z.g. fissura parafloccularis ter plaatse van * (fig. 15) verwijdt. Duidelijk ziet men dan kleinere mergstralen uit elk dezer deelen convergeeren tot een dikkeren en de aldus ontstane twee mergtakken smelten samen tot één mergstam. — Wij meenen ook hier het *crus primum* voor ons te hebben.

c. De *sulcus intercruralis* — welke het *crus primum* van caudaal



begrenst — heeft weer nagenoeg hetzelfde verloop als bij den beer het geval is.

d. Op de beschrijving van het verloop der lamellen van de lob, rostraal door den sulcus intercruralis begrensd, zal niet ingegaan worden, daar dit ongeveer identiek is aan dat bij *Phocaena*. Wij willen er slechts op wijzen dat de verdeeling van de lob, in overeenstemming met onze beschouwing bij *Phocaena* als het *crus secundum* beschouwd, in drie componenten evident is (aangegeven in fig. 15 door *cr. IIa* en *cr. IIb* en *cr. IIc*, men zie ook fig. 16, plaat XIV). Bij den beer is dit laatste ook het geval — zie fig. 12 — daarentegen kon de driedeling bij *Phocaena* niet met zekerheid geconstateerd worden (zie boven). Dit vindt mogelijk zijn oorsprong in het feit, dat bij het cerebellum van deze diersoort dat ons ter beschikking stond, de z.g. fissura parafoccularis niet verwijdt kon worden.

Bij *Tursio* n.l. ziet men aan het gedrag der mergstralen dat die component welke, in tegenstelling tot het *crus IIa*, uit veel kortere lamellen is samengesteld, op zijn beurt weer uit twee deelen is opgebouwd (*cr. IIb* en *cr. IIc*). Maar het verloop der mergstralen kan alleen dan vastgesteld worden wanneer men de z.g. fissura parafoccularis verwijdt. Mediaanwaarts, vlak bij den vermis, ziet men verder de mergstralen van het *crus IIa* en van het deel met de veel kortere lamellen convergeeren, zich samenvoegen, tot één mergstam, hetgeen bewijst, dat ook deze beide deelen bij elkaar behooren.

Het *crus secundum* wordt ventraal weer begrensd door de z.g. fissura parafoccularis.

e. Aan de basale zijde vinden wij weer de twee lobben welke ongeveer dezelfde gedaante hebben als bij *Phocaena* en ook duidelijk van elkaar gescheiden zijn. De eene is onzes inziens weer de *lobus paramedianus*. Deze lob is uit twee componenten samengesteld gelijk een blik in de z.g. fissura parafoccularis ons leert. De mergstralen gedragen zich n.l. zooals dit boven voor het *crus secundum* is beschreven. Dit is in overeenstemming met hetgeen het onderzoek van de lob bij andere zoogdieren ons leerde, n.l. dat de *lobus paramedianus* steeds uit twee deelen is opgebouwd.

f. Een inzicht in den bouw van den *parafocculus* vermag ons fig. 17a te geven. Voorgesteld is hier de basale vlakke van het cere-

bellum (linker helft). Duidelijk is hier weer de lamellenketen welke den paraflocculus vormt. Onder de figuur geven wij schematisch het verloop van deze keten weer op de wijze zooals BOLK dit placht te doen, (Fig. 17b.)

X. Als laatste vertegenwoordiger der Cetaceeën willen wij den walvisch beschouwen. Reeds eerder besprak WILSON ('33) hetzelfde cerebellum, wij kunnen daarom kort zijn.

a. WILSON poogt de verschillende lobben te homologiseeren en gaat daarbij uit van de diepte der verschillende groeven en de connectie van de lobben met den vermis. Dit uitgangspunt lijkt ons toe onjuist te zijn. Want ten eerste behoeft de diepste groeve nog niet de belangrijkste te zijn zooals de embryologie der kleine hersenen ons leert, en ten tweede is in het gegeven exemplaar de relatie van de lobben met den vermis zeer lastig na te gaan, vooral in het caudale deel, waar bovendien eenige lobuli van den worm ontbreken¹⁾. Beter lijkt het ons om uit te gaan van die deelen van den vermis waarvan men zeker weet dat zij tot een bepaalde lob behooren. Boven pasten wij deze werkwijze reeds toe.

Hiernaast beelden wij den arbor vitae van den walvisch af (fig. 18). Helaas is het meest caudale gedeelte hiervan verloren gegaan. Voor ons doel is de arbor, voor zoover aanwezig, evenwel voldoende.

WILSON nu komt o.a. tot het volgende resultaat, dat hij den sulcus primarius denkt ter plaatse van * in fig. 18. De fissura prima is in het algemeen de diepste groeve in het voorste deel der kleine hersenen, welke doorloopt tot op het merg. Hier echter zou dit niet het geval zijn: de groeve loopt dood op een mergstam.

Onzes inziens is de sulcus primarius meer rostraal gelegen (aangegeven met *S.I.* in fig. 18). Duidelijk blijkt nu dat de *lobus anterior* een eenheid vormt, eenigszins afgescheiden van de rest van het cerebellum.

b. Caudaal hiervan komt de mergstam welke tot den *lobulus simplex* behoort. Deze mergstam splitst zich weer in twee componenten, zooals wij dat bij de andere Cetaceeën en den beer zagen.

Onmiddellijk hierachter neemt de mergkern weer in volume af. Ook dit verschijnsel konden wij eerder reeds constateeren (zie figg. 2 en 3). Wanneer wij aldus te werk gaan, vinden wij den *lobus anterior* kleiner dan die van WILSON en den *lobulus simplex* grooter.

¹⁾ Blijkens de door WILSON gegeven figuur van hetzelfde exemplaar was dit tijdens het onderzoek van dezen auteur ook reeds het geval.

Laatstgenoemde lob wordt caudaal door een duidelijke groeve van de rest der hemisferen gescheiden (Fig. 1, plaat XII).

c. Vervolgens kunnen wij weer een lobus onderscheiden welke bestaat uit lamellen welke nagenoeg evenwijdig aan elkaar verlopen. Deze lob is in twee componenten te splitsen — *cr. Ia* en *cr. Ib* in fig. I — hetgeen duidelijk wordt uit het verloop der mergstralen zooals die zich voordoen, wanneer men zijdelings de z.g. fissura parafloccularis verwijdt. Gelijk wij boven deden homologiseeren wij deze lob met het *crus primum*.

d. De volgende lob correspondeert evenals de voorgaande met den tot den lobus medius medianus behoorenden mergstam. De lob bestaat weer uit drie deelen hetgeen weergegeven is in fig. 19 (*cr. II a*, *cr. II b* en *cr. II c*). Over het verloop der lamellen behoeft niets gezegd te worden, de figuur spreekt hierin voor zichzelf. Onzes inziens is de lob het *crus secundum*.

e. Naar caudaal gaande stuiten wij op de z.g. fissura parafloccularis. Zooals gezegd — men zie VII — beschouwen wij deze groeve niet als het homologon van den sulcus van dien naam. Dit mag mede door het volgende gesteund worden: Fig. 20 stelt voor een transversaal-coupe door het cerebellum van de kat. Men ziet hoe de fissura parafloccularis doorloopt tot op de mergkern. Zij scheidt blijkbaar twee functioneel geheel verschillende gebieden van elkaar, n.l. den paraflocculus en het *crus primum*. — De z.g. overeenkomstige fissuur bij den walvisch echter — aangegeven door S in fig. 18 — loopt niet door tot aan de mergkern, doch eindigt bij een mergstam, tusschen twee zijtakken. Blijkbaar scheidt de groeve hier niet twee functioneel verschillende gebieden. Wij achten beide groeven dus niet homoloog.

GULDBERG ('86) beschouwt de z.g. fissura parafloccularis als den sulcus horizontalis magnus. Dit is niet juist. In de eerste plaats vinden wij deze groeve slechts bij de Anthropoiden en den mensch. Ten tweede zou dan het *crus secundum* gezocht moeten worden in het basale gedeelte van het cerebellum daar de sulcus horizontalis onzes inziens het homologon van den sulcus intercruralis is. In het cerebellum is dan echter voor den lobus paramedianus geen plaats.

Uit deze beschouwingen volgt dan verder dat het basale gedeelte van de kleine hersenen niet alleen door den paraflocculus ingenomen wordt.

Zooals boven — zie VIII en IX, — bleek, meenen wij dat dit basale deel hoofdzakelijk ingenomen wordt door den lobus paramedianus. Deze wordt dan dus door een diepe groeve van het crus secundum gescheiden. Dit is ook het geval bij den beer.

f. Wanneer wij thans den *lobus paramedianus* bezien, dan kan vastgesteld worden dat zij zich aan de pyramis hecht. Verder blijken in de diepte van de z.g. fissura parafloccularis lamellen te verlopen welke zich begeven naar den mergtak van den lobus medius medianus. Deze feiten komen overeen met datgene wat bij elk eenvoudiger gebouwd cerebellum is vast te stellen, n.l. dat de lobus paramedianus zoowel met de pyramide als met den lobus medius medianus correspondeert.

Het verloop der lamellen, zooals zij zich aan de oppervlakte voordoen, blijkt uit de figg. 19 en 21. De transversale richting is uitgesproken.

g. Aan de basale vlakte blijft thans nog over de *paraflocculus*. Deze is aangegeven in fig. 21. Een duidelijke groeve scheidt hem van de door ons als lobus paramedianus betitelde lob. Het lange dorsale en het korte ventrale been is evident. De verbinding met den vermis kan niet vastgesteld worden.

h. De resultaten van ons onderzoek verschillen ten eerste van die van WILSON en wel op de volgende punten:

1. De lobus anterior en lobus simplex. Hierop wezen wij reeds eerder (Xb).

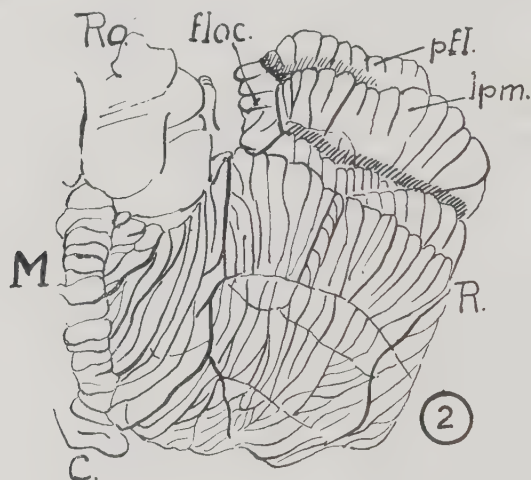
2. De identificatie van de z.g. fissura parafloccularis. En tengevolge hiervan:

3. denkt WILSON den lobus paramedianus daar, waar wij deel c van het crus secundum meenen te vinden. De meening van WILSON is onjuist, daar de deelen a, b en c van dit crus blijkens het gedrag hunner mergstralen duidelijk een eenheid vormen, iets wat van deze lob en den lobus paramedianus, ondanks elkaars verwantschap, niet gezegd kan worden.

i. Het eenige onderdeel van het cerebellum der Cetaceëen dat nog niet genoemd is, is de *flocculus*. Zonder twijfel zal deze in verhouding tot die van de andere subprimaten een aanzienlijke grootte hebben, het leven in het water en het sterk ontwikkelde labyrinth maken dit wel zeer waarschijnlijk. Op grond hiervan veronderstelt BRODAL ('40) dan ook dat het basale deel van de kleine hersenen

hier samengesteld zou zijn uit paraflocculus en flocculus, waarbij laatstgenoemde lob de grootste plaats zou innemen. Aan den anderen kant vergete men evenwel niet, dat de flocculus behoort tot het paleocerebellum. Dit beteekent dat gedurende het stijgen langs de reeks der vertebraten waarschijnlijk geen groei aan deze lob is vast te stellen. Daarnaast is het neocerebellum bij de Cetaceeën sterk in grootte toegenomen. Absoluut kan de flocculus dus wel groot zijn, doch relatief is zij vermoedelijk klein.

Nevenstaande tekstfiguur 2 stelt het cerebellum van *Phocaena* voor, gezien van dorsaal. Met *floc.* is een lobje aangeduid dat onzes inziens de flocculus is. Het was n.l. vast te stellen dat dit lobje noch tot de door ons als paraflocculus, noch tot de door ons als lobus



paramedianus beschouwde lob behoort. Daarnaast komt de topographie overeen met den flocculus van andere zoogdieren (men zie hiervoor b.v. de illustraties in BOLKS „Cerebellum der Säugetiere”).

Het is ons evenwel niet gelukt om het velum medullare posterius vanuit den nodulus te vervolgen. Wij zijn er dus niet zeker van dat het door ons bedoelde onderdeel der kleine hersenen werkelijk de flocculus is. In verband met het bovenstaande komt dit ons echter wel zeer waarschijnlijk voor.

XI. Wij meenen dus dat aan de kleine hersenen der Cetaceeën de onderdeelen van die der subprimaten zijn terug te vinden.

Thans willen wij trachten het geheel te overzien. Hiertoe bezien wij naast elkaar de teekeningen van het cerebellum van den hond, den beer en van *Tursio*, gezien van dorsaal (figg. 22, 10, 11). Boven — zie IV — stelden wij vast dat bij den beer en den dolfin de arbor samengedrukt is, iets wat bij den vos en tevens bij den hond niet bleek plaats te hebben. Bij de eerstgenoemde dieren moet dus een groei plaats vinden welke nog niet bij den hond te constateeren valt.

De vergelijking van de betreffende figuren leert nu dat speciaal het *crus secundum* sterk ontwikkeld is bij de Cetaceeën, welke ontwikkeling bij den beer minder is, en in verhouding nog geringer is bij den hond. Speciaal betreft deze groei het eerste deel van het *crus secundum* (cr. II a). De beer vormt in deze dus een schakel tusschen b.v. hond en *Tursio*. De beschouwing der diverse lobi paramediani toont ons verder, dat met deze lobben zich hetzelfde voordoet als met het *crus secundum*: bij den hond heeft de lobus een zeer eenvoudige gedaante (fig. 13), bij den beer is de samenstelling niet zoo gemakkelijk te overzien — fig. 12, de lob heeft zich verder ontwikkeld — en nog meer is dit het geval bij de Cetaceeën (fig. 14). Met het cerebellum van den beer zooals dit afgebeeld wordt in fig. 12 voor oogen, is nu gemakkelijk voor te stellen dat de zich sterk zijdelings ontwikkelde lobus paramedianus den paraflocculus naar lateraal heeft geduwd en zich als het ware gewrongen heeft tusschen deze lob en het *crus secundum*. De lobus paramedianus kwam daarbij ook onder invloed van de beperkte ruimte, reden waarom zij mede naar rostraal is gegroeid. En zoo zien wij haar dan op de overeenkomstige plaats waar wij bij den ijsbeer vanaf dorsaal den paraflocculus zien. Men merke evenwel op — zie fig. 11 — dat de paraflocculus zich ook nagenoeg op deze plaats bevindt, slechts valt zij niet zoo op naast den grooten lobus paramedianus.

XII. Alvorens met onze beschouwingen verder te gaan, willen wij het hierboven vermelde in het kort resumeeren. Het uitgangspunt was de arbor vitae, als vergelijkingsobject gold het cerebellum van den ijsbeer.

a. Wij meenen bij de Cetaceeën den lobus anterior te hebben kunnen begrenzen en wel op grond van:

1. Het aantal mergstralen van den arbor (n.l. vier, gelijk dit in den lobus anterior van den beer het geval is) en

2. Het uitwendig aspect (concentrisch verloopende lamellen).

b. Ook de lobulus simplex is onzes' inziens af te grenzen. Dit wordt gesteund door:

1. Het gedrag der mergstralen (n.l. een mergstam welke zich op een hooger niveau in tweeën splitst. Dit vinden wij ook bij *Ursus*).

2. De reductie van de mergkern, onmiddellijk na afgifte van den onder 1 vermelden mergstam.

3. Het uitwendig aspect (concentrisch verloopende lamellen).

4. De achtergrens van de lob heeft hetzelfde verloop als de groeve welke den lobus simplex van den beer scheidt van het crus primum.

c. Het crus primum is te bepalen op grond van:

1. Het lamellenverloop, geheel en al gelijkend op dat van het betreffende crus bij den beer.

2. Het crus primum bij den beer bestaat uit twee deelen, zoo ook de door ons als zoodanig beschouwde lob bij de *Cetaceeën*.

3. Het verloop van den sulcus intercruralis is in beide gevallen hetzelfde.

d. Het crus secundum is een duidelijke lob. Wij fundeeren deze meening op:

1. Het uitwendig aspect (het verloop der lamellen is hier gelijk aan dat bij den beer).

2. De door ons als het crus secundum beschouwde lob is uit drie componenten samengesteld. Dit is ook bij *Ursus* het geval.

e. Wij meenen bewezen te hebben dat de tot nu toe als *fissura paraflocularis* beschouwde groeve ten onrechte dezen naam draagt.

f. In het basale deel der kleine hersenen vonden wij den lobus paramedianus. Tot deze conclusie kwamen wij op grond van:

1. De door ons als zoodanig beschouwde lob is sterk in grootte toegenomen. Dit was te verwachten in verband met den groei van de rest der hemisfeer.

2. De betreffende lob is samengesteld uit twee deelen gelijk dit bij den lobus paramedianus van de andere zoogdieren het geval is.

3. De lob is vastgehecht aan den lobus medius medianus INGVAR

en aan de pyramis. Hierin komt hij overeen met den lobus paramedianus van den beer.

g. Den paraflocculus meenden wij eveneens te kunnen homologiseeren. Wij fundeeren dit op:

1. De karakteristieke bouw (lamellenketen).

2. Het ontvangen van ponsvezels.

h. De flocculus is onzes inziens te vinden op de plaats welke topographisch met de plek overeenkomt waar men bij de andere zoogdieren deze lob vindt. Het velum medullare posterius vanaf den nodulus hebben wij evenwel niet kunnen vervolgen.

XIII. Onze resultaten zooals die boven vermeld werden hebben een physiologische beteekenis. Teneinde hierop nader in te gaan vermelden wij nogmaals die feiten welke ons ten zeerste treffen:

a. De lobulus simplex is bij de Cetaceeën goed ontwikkeld.

b. Het crus secundum heeft zich sterk ontwikkeld.

c. Dit geldt ook voor den lobus paramedianus.

d. De paraflocculus heeft lang niet den omvang die men oorspronkelijk aan deze lob toeschreef.

Elk dezer vier punten willen wij afzonderlijk onder oogen zien.

ad. a. Het physiologisch experiment heeft het waarschijnlijk gemaakt dat de lobulus simplex gecorreleerd is met de musculatuur van den hals (VAN RIJNBERK '31). Het is evenwel aan den anderen kant bekend dat, zoo bij de Cetaceeën nog van een hals gesproken kan worden, deze in ieder geval zeer slecht ontwikkeld is. Daarnaast heeft BOLK ('06) beschreven dat de giraffe met haar zeer langen hals een forschen lobulus simplex heeft. Deze feiten zijn dus in tegenspraak met onze bevindingen bij de Cetaceeën ¹⁾. Toch meenen wij dat deze tegenspraak een schijnbare is en wel op grond van het volgende.

Zooals bekend steunde BOLK zijn opvatting op:

1e. het vergelijkend anatomisch onderzoek.

2e. de overweging dat de halsspieren altijd gecoördineerd

¹⁾ Dat de Cetaceeën inmiddels wel degelijk in staat zijn de kop te bewegen door middel van den hals, blijkt uit de waarneming van TOWNSEND ('14, gecit. n. SLIJPER, '36), die bij „Tümlern” kopbewegingen tot een hoek van 45° naar ventraal en lateraal zag.

werken, d.w.z. bij elke beweging van den hals zoowel spieren links als rechts van de mediaanlijn in functie zijn ¹⁾).

3e. het uiterlijk van den lobulus simplex, die in tegenstelling tot den lobus ansatus, geen „vermisdeel” en hemisfeeren heeft.

Nu is later gebleken dat het punt onder 3e genoemd, niet juist is. Uit het vezelverloop blijkt wel degelijk dat de lobulus simplex „hemisfereale deelen” heeft.

Dat deze in het algemeen niet duidelijk begrensd worden van het „vermisdeel” van deze lob wordt onzes inziens veroorzaakt doordat het „hemisfereale deel” van den lobulus simplex minder uitgesproken is dan van den lobus ansatus, m.a.w. minder sterk ontwikkeld, minder „bolvormig”. Zoo is ook de sulcus paramedianus niet aanwezig. Zooals boven bleek, beschouwen wij den sulcus paramedianus als een *secundaire* groeve, (zie D VI van het embryologisch gedeelte). Hiermede in overeenstemming is verder datgene wat BOLK vermeldt, n.l. dat de sulcus paramedianus zich juist bij de Cetaceeën ver naar rostraal uitstrekt, hetgeen dus beteekent dat het „hemisfereale deel” van den lobulus simplex zich bij deze dieren goed ontwikkeld heeft.

De lobulus simplex is onzes inziens met de crura in deze op één lijn te stellen. Van de crura weten wij dat speciaal het crus primum gevormd is in samenhang met de mogelijkheid van de voorste extremeiten om onafhankelijk van elkaar bewegingen te volvoeren. Hierop berust b.v. de zeer sterke ontwikkeling van den lobus ansatus bij den mensch. Het ligt nu voor de hand dat een bepaalde spiergroep — welke dan in staat zou moeten zijn om geheel onafhankelijk te kunnen werken van eenige andere — moet correspondeeren met het „hemisfereale gedeelte” van den lobulus simplex. Zoover wij

¹⁾ „.....muss man auch für die Muskelgruppen des Halses ein unpaares Koördinationscentrum postuliren, denn die Muskelgruppen, die topographisch diesem Körpergebiet zugehören functioniren immer bilateral..... Aber auch die Skelettmuskulatur des Halses wird wohl bei jeder Bewegung des Halses und des Kopfes bilateral kontrahiren. Deutlich ist solches bei der Ante- und Retroflexion des Kopfes, doch auch bei Rotation desselben tritt eine Synergie auf von Muskeln die an beiden Seiten der Medianebene gelagert sind. Der Sternocleido-mastoïdeus der eine Seite, wirkt dabei zusammen mit dem heterolateralen Splenius und Obliquus capitis inferior..... dass keine Bewegung des Kopfes..... ausgeführt werden kann, ohne dass das ganze Muskelapparat, das am Kopfe angreift, dabei in Action gerät.”

kunnen nagaan is zulk een spiergroep in den hals echter niet aanwezig.

Verder trof het ons herhaaldelijk dat de lamellen van den lobulus simplex nagenoeg hetzelfde verloop hebben als die van het crus primum. Hierdoor wordt het vaak moeilijk, zoo niet onmogelijk, om à prima vista de grens tusschen beide lobben vast te stellen.

Dit feit duidt er op dat zoowel de lobulus simplex als het crus primum aan een bepaalde „groefactor” zijn onderworpen. Dit kan zeer vreemd schijnen, daar de eerstgenoemde lob met de halsspieren te maken heeft en de laatstvermelde met den voorpoot. Men zou dus verwachten dat het crus primum zich veel sterker lateraalwaarts zou ontwikkelen dan de lobulus simplex. Dit is niet steeds het geval en wij kunnen dit slechts zoo verklaren dat — mede in verband met hetgeen wij zoo juist vermeldde — de lobulus simplex ook met den voorpoot te maken heeft, gelijk dit met het crus primum het geval is ¹⁾).

Dit behoeft ons niet te zeer te verwonderen, daar wij weten, dat de halsmusculatuur met die van den romp in alle opzichten op één lijn te stellen is en verder is het bekend dat de spieren van de extremiteit en die van den romp — dus ook die van den hals — een zelfde matrix hebben.

Verder verlieze men niet uit het oog, dat de voorste extremiteiten van de Cetaceeën ten gevolge van het waterleven een groote mate van bewegingsvrijheid moeten hebben. Elk der vele afzonderlijke spieren, welke ieder gehecht zijn aan een vinstraal, kunnen afzonderlijk gecontraheerd worden. In dit opzicht is de vin zeker te vergelijken met de menschelijke hand ²⁾).

¹⁾ In dit verband herinneren wij nogmaals aan de onderzoeken van HALLER, ('31) die, zooals eerder bleek — zie hoofdstuk I, — in den menschelijken lobus quadrangularis posterior, welke in het algemeen als de lobulus simplex beschouwd wordt, het crus primum localiseerde. Wij gaan in deze niet met hem mede, doch willen er op wijzen, dat een nauwe samenhang tusschen beide lobi zeker hierdoor geaccentueerd wordt.

²⁾ SLIJPER ('36) is van meening dat de vleugels van de staartvin actief bewogen worden. De beide systemen van bindweefsellamellen, waaruit de staartvin bestaat, zijn met de staartspieren in verbinding. Zoo kunnen deze spieren de vleugels van bovengenoemde vin actief bewegen: „Aus dem ganzen Bau des Schwanzes geht also sehr deutlich hervor dasz die Muskeln imstande sein müssen, die Schwanzflosse auf eine eigene, sogar sehr komplizierte Art zu bewegen.“

Waar de borstvin der Cetaceeën analoog gebouwd is als de staartvin, ligt

In het menschelijk cerebellum is de lobulus simplex sterk ontwikkeld (lobus quadrangularis posterior). Hiertoe heeft zeker medegewerkt de rechtopstaande houding van den mensch, waardoor aan den hals veel meer eischen gesteld worden dan bij een dier in horizontale houding. Men denke b.v. aan het feit, dat de hals o.a. moet zorgen dat steeds het hoofd als het ware in evenwicht blijft. Wat in den hals ook hier echter weer ontbreekt, zijn spiergroepen die onafhankelijk van elkaar kunnen functioneeren: Bij elke halsbeweging werken meerdere spiergroepen samen, een halsbeweging welke tot stand komt door contractie van één spiergroep, bestaat niet.

Dat niettegenstaande dit de „hemisfereale deelen” van den lobulus simplex zich ook hier in een zoo aanzienlijke mate hebben ontwikkeld, is, naar onze meening, het gevolg van het feit dat aan deze lob mede — dus naast het crus primum — de „zorg” voor den arm is opgedragen. Wij weten dat van de voorste extremiteiten der vertebraten de menschelijke arm de meest uitgesproken eigenschap bezit zich te bewegen, onafhankelijk van den anderen arm.

Wij zien een groote gelijkenis tusschen de lobuli simplices van mensch en Cetaceëen, een paralleliteit welke daarnaast niet in geringere mate bestaat tusschen arm en vin.

Men kan zich afvragen hoe het komt dat bij de exstirpatieproef de verschijnselen na laesie van het crus primum veel meer den voorpoot betreffen dan dit oogenschijnlijk na beschadiging van den lobulus simplex het geval is. Wellicht komt dit doordat het crus primum het hoofdcentrum voor den voorpoot is en de lobulus simplex pas op de tweede plaats komt. Dit mag besloten worden uit het feit dat het crus primum bij de gebruikelijke proefdieren uit meer lamellen bestaat dan de laatstgenoemde lob. De projectie van den lobus ansatus op de hoofdolijf wijst eveneens in deze richting (BRODAL '40).

Om onze opvatting nader te toetsen hebben wij eenige gegevens uit de literatuur verzameld welke allen laesies van den lobulus simplex betroffen. Onze leiddraad was daarbij „das Kleinhirn” van VAN RIJNBERK ('31). Zoo nemen wij de volgende gegevens over:

het voor de hand om een dergelijke bewegingsmogelijkheid aan te nemen. Dit wordt ook teleologisch gezien — de vin dient immers voor het bewaren van het evenwicht — zeer waarschijnlijk.

	laesie	resultaat
1. ROTHMANN	lob. simplex (med. deel) lobulus C 2	„neenschudden”
2. TROELL & HESSER	a lob. simplex (R) en med. voorste deel crus 1. b lob. simplex (R) en voorste randje med. helft crus 1.	dysmetrie voorpoot (geen halsafwijkingen dus) dysmetrie voorpoot (geen halsafwijkingen dus)
3. GREY	lob. simplex (geen anat. contrôle)	ataxie kop, pooten, romp? „neenschudden”
4. OSSOKIN	a lob. semilun, sup. tot in lob. quadrang. (= 1. simplex) b id. plus deel worm (welk deel?)	ataxie voorpoot (dus geen afwijkingen in den hals) ataxie voorpoot plus kop tremor
5. THOMAS en DURUPT	aap Alphonse lob. simplex (R) en rand voorste deel med. van crus 1	dysmetrie voorpoot (geen halsafwijkingen dus)

Aan het experimenteele werk van VAN RIJNBERK zelf ('06) ontleenen wij de volgende gegevens ¹⁾:

	Laesie	resultaat
a. Hond 3.	lob. simplex (med.)	kop tremor
b. Hond 4.	id.	id. plus iets hanetred.
c. Hond 28.	linker lat. $\frac{1}{3}$ lob. simplex plus crus 2, lob. med. post., lob. paramed. (rechts)	dysmetrie voorpoot (geen halsafwijking)
d. Hond 29.	lob. simplex med. plus crus 1 (links)	voorpoot L. stept.
e. Hond 15.	lob S, lob. simplex med. crus 1 en 2 opp., med.	o.a. ataxie voorpooten en kop, de eerste verdwijnt spoedig.
f. Hond 11.	lob S, l. simplex med. met hoeken crus 1 en 2 (L.), lob. pm. (L.), sublob. 4.	koptremor, hanepas beide voorpooten, „saluut”.

¹⁾ Zooals bekend heeft BINNERTS ('08) zich in zijn dissertatie uitgesproken tegen het bestaan van een localisatie van functies in de schors van het

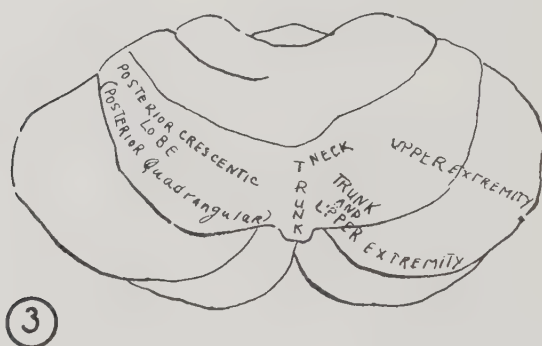
Deze gevallen mogen ons het volgende leeren:

laesie van het mediale deel van den lobulus simplex geeft koptremor (1, 4b?, 6a, 6b, 6e, 6f).

Laesie van deze lob meer lateraal veroorzaakt verschijnselen in den voorpoot van die zijde (2a, 2b, 4a, 5, 6c), geen koptremor.

Dit komt dus overeen met onze opvatting zooals wij die boven weergaven. Slechts geval 6d is hiermede in tegenspraak.

Tenslotte beelden wij hier de figuur af welke MILLS en WEISENBURG ('14) geven, voorstellende de menschelijke kleine hersenen.



gezien van dorsaal (textfiguur 3). Het blijkt nu, dat zij in den lobus quadrangularis posterior (d.i. de lobulus simplex der subprimaten) mediaan den hals localiseeren, en lateraal in deze lob de bovenste

cerebellum. Volgens dezen schrijver, welke de kleine hersenen van de door VAN RIJNBEEK in 1906 geopereerde dieren onderzocht, waren de aangebrachte laesies te diep om als argument te kunnen dienen ten gunste van de localisatieler van BOLK. — Hiertegenover willen wij echter stellen dat dit onderzoek geen *microscopische* controle was, iets, wat men in deze materie toch zeker zou wenschen. — BOLK ('08) keert zich tegen de conclusies van BINNERTS. Men zie hiertoe de betreffende publicatie. Wij willen hieruit slechts vermelden, dat BOLK er op wijst dat men een localisatie *van* functies niet mag verwarren met een localisatie *in* functies. Het één is iets heel anders dan het andere. Op deze bron van verwarring komen wij in de discussie van dit proefschrift terug.

extremititeit. Ofschoon hun waarnemingen op ziektegevallen gebaseerd zijn, gevallen dus waarbij geen sprake is van een scherp omschreven laesie, komt dit goed overeen met de localisatie in den lobulus simplex zooals wij die ontvouwdan aan de hand van de grootte van deze lob bij de Cetaceeën.

ad. c. Alvorens nu onze aandacht te wijden aan den groei van het *crus secundum*, lijkt het ons juister eerst den lobus paramedianus te beschouwen. In XI poogden wij aan de hand van eenige figuren reeds aan te toonen, dat deze lob zich bij den ijsbeer verder ontwikkeld heeft dan bij den hond, terwijl bij *Tursio* deze groei in een nog sterkere mate heeft plaats gevonden.

Dit is voor ons aanleiding om een verband te zoeken tusschen de musculatuur van den romp en den lobus paramedianus.

De Cetaceeën hebben uiteraard een zeer goed ontwikkeld spierstelsel van romp en staart. Dit is veel beter ontwikkeld dan dat van den beer, het leven in het water brengt dit mede. Daarnaast doet zich evenwel het verschijnsel voor dat de beer zich gedurende eenigen tijd spontaan op de achterpooten kan verheffen, iets wat bij den hond niet voorkomt. Dit beteekent dus, dat bij het eerstgenoemde dier aan de rompmusculatuur, en wel speciaal aan de spieren van het achterste gedeelte van den romp, hooge eischen gesteld kunnen worden, in tegenstelling tot die bij den hond.

Er bestaat mogelijk een paralleliteit tusschen de ontwikkeling van den lobus paramedianus en de ontwikkeling van de spieren van den romp, en wel speciaal van de spieren van de achterste romphelft.

Bij den mensch is onzes inziens de lobus paramedianus vertegenwoordigd door den lobulus gracilis. Dit beteekent dus, dat de betreffende lob ook hier zich sterk ontwikkeld heeft. De rechtopgaande gang stelt dan ook hier hooge eischen aan de rompmusculatuur.

Kort geleden zijn LARSELL en VON BERTHELSDORF ('41) na vergelijkend anatomisch onderzoek tot de conclusie gekomen, dat de lobus paramedianus dient voor de coördinatie van extremiteten en rompmusculatuur.

BOLK ('06) zoekt in de betreffende lob een centrum voor de extremiteten.

Het physiologisch experiment had de volgende uitkomsten (ten deele ontleend aan „das Kleinhirn” van VAN RIJNBEEK):

	laesie	resultaat
ROTHMANN	lobus paramed.	gekruste zwakte achterste deel romp.
GREY	————	pleurotonus (concaaf naar zijde operatie)
TROELL & HESSER	————	dwanghouding en -beweging van hals, romp en extremiteiten.

VAN RIJNBERKS werk ('06) had de volgende resultaten:

Hond 7.	lobus paramed. (rechts) med. deel crus 2 lob. S	pleurotonus (concaaf naar R) neiging naar R. te vallen. R. voorpoot stept iets.
Hond 31.	lobus paramedianus links opp. laesie paraflocculus en linker crus 2 (med. dln.) sublob. C en B.	pleurotonus concaaf naar R) neiging tot saluut v. d. voorpoot
Hond 51.	lobus paramed., linker helft lob med. post., linker deel lob. simplex en lob. anterior, crus 2 (links)	hanetred linker pooten.

In elk dezer gevallen — Hond 51, waarbij echter zeer vele nevenletsels waren aangebracht, uitgezonderd — vonden de auteurs na laesie van den lobus paramedianus afwijkingen in de rompmusculatuur.

Met vrij groote zekerheid is aan te nemen dat tusschen beiden een verband bestaat.

Ad b. Thans wenden wij ons tot het crus secundum. Wij stelden vast dat deze lob zich bij de Cetaceën sterk ontwikkeld heeft. Dit schijnt vreemd, daar, zooals bekend, de betreffende dieren slechts rudimentaire achterpooten hebben en men verder in het algemeen de opvatting huldigt dat zich een „achterpootcentrum” in het crus secundum bevindt. — Onzes inziens mag men niet onmiddellijk hiertoe besluiten. Teneinde dit duidelijk te maken zullen wij de physiologische experimenten, verricht op het crus primum vergelijken met die welke over het crus secundum zijn gedaan.

1. Proeven op het crus primum.

	laesie:	resultaat:
ROTHMANN	crus 1 (med.)	Hanepas voorpoot romp gebogen
THOMAS en DURUPT	crus 1.	dysmetrie, passief voor ad- ductie v. d. voorpoot
THOMAS	crus 1 (lat.)	passief voor adductie
GREY	crus 1	storing voorste en achterste extremititeiten
LUNA	————	storing voorpoot
MEYERS	————	idem
TROELL & HESSER	————	storing voorpoot en mogelijk eenige storing in romp
ROSSI	————	dysmetrie voorpoot
SIMONELLI	————	storing voorpoot

VAN RIJNBEEK ('06) laedeerde het crus primum bij zijn honden 28, 29, 11, en zag daarbij dysmetrie van den homolateralen voorpoot.

Samenvattend kunnen wij zeggen, dat er een algemeene overeenstemming bestaat, dat in het crus primum een „voorpootcentrum” ligt.

Anders nu is het met het crus secundum gesteld, gelijk uit het volgende moge blijken:

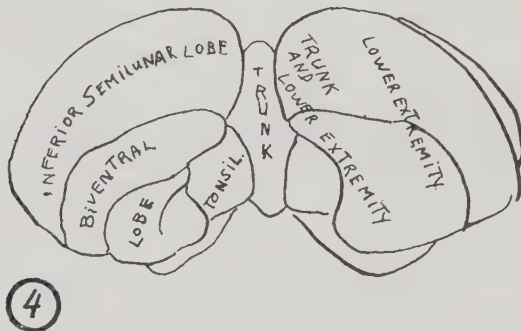
ROTHMANN	laesie crus 2	storing achterpoot
GREY	„	pleurotonus zwakte achterpoot
LUNA	„	storing achterpoot
TROELL & HESSER	„	verschijnselen in voor- en achterpoot en mogelijk van den romp
ROSSI	„	geen duidelijke verschijn- selen.
VAN RIJNBEEK ('06) honden 23, 40, 9, 20	„	geen duidelijke verschijn- selen.

Men ziet, hoe hier lang geen eenstemmigheid heerscht. Wij mogen dus wel zeggen, dat het *crus secundum* ten opzichte van den achterpoot niet dezelfde plaats inneemt als het *crus primum* ten opzichte van de voorste extremiteit.

Dit nu kan onzes inziens ook geconstateerd worden uit de grootte van het *crus secundum* bij de Cetaceëen. Het lijkt ons zeer wel mogelijk, dat naast de correlatie met den achterpoot, deze lob tevens in relatie staat met de rompmusculatuur en dus samenwerkt met den *lobus paramedianus* ¹⁾.

Dit mag verder blijken uit het feit dat beide lobben zich onder meer hechten aan den *lobus medius medianus*.

Tenslotte beelden wij hiernaast textfiguur 4 af, ontleend aan de publicatie van MILLS en WEISENBURG. Hieruit is vast te stellen, dat deze auteurs in den *lobus semilunaris inferior* — welke lob wij homologiseeren met het *crus secundum* der subprimaten — zoowel



romp als been localiseeren. Dit komt dus overeen met onze opvattingen zooals wij die boven uiteenzetten.

Ad, d. Zooals bleek is dus de paraflocculus lang niet zoo groot als men tot dusver algemeen aannam. Deze conclusie leidt tot belangrijke gevolgen. In de eerste plaats blijkt dat de lob dus niets met den sterk ontwikkelden staart te maken heeft. Verder vervalt de paralleliteit welke zou bestaan tusschen de grootte van den paraflocculus en de sterk ontwikkelde mediale bijolijf zooals de Cetaceëen die bezitten.

Zooals uit ons physiologisch gedeelte zal blijken, nemen wij een

¹⁾ Dit is overigens zeer wel voor te stellen, daar de spieren van de extremiteiten zich uit dezelfde matrix ontwikkelen als die van den romp.

correlatie aan tusschen den paraflocculus en de homolaterale extremiteiten, en wel op grond van het vergelijkend anatomisch onderzoek aan de hand van figuren van RILEY — tusschen het dorsale been dezer lob en den achterpoot en het ventrale been en den voorpoot.

Nu heeft de paraflocculus een duidelijk dorsaal been bij de Ceta-
ceeën, terwijl de achterste extremiteit bij deze dieren rudimentair is.

Hieruit blijkt dus een tegenspraak. Deze is echter misschien slechts schijnbaar, want wij moeten niet vergeten, dat wij aan den paraflocculus geen groei konden vast stellen zooals dit wel bij het crus secundum en den lobus paramedianus mogelijk was. Integendeel, in verhouding tot de rest der hemisfeer heeft de lob een betrekkelijk geringe grootte.

Het is niet onmogelijk dat de paraflocculus bij deze dieren zich zelfs in een toestand van regressie bevindt. Wij zijn evenwel nog niet ver genoeg in de phylogenese om dñt met zekerheid te kunnen constateeren.

HOOFDSTUK IV.

Over de kleine hersenen van den vogel.

In zijn bekende monographie van 1918 geeft INGVAR aan, dat de aurikel van den vogel meestal uit twee gedeelten bestaat, n.l. uit een deel dat met den nodulus samenhangt en uit een deel dat met de uvula correspondeert. Soms voegt zich bij dezen een uitlooper naar lateraal van de pyramis. Dit geheel zou overeenkomen met den toestand zooals wij die bij het zoogdier kennen. De lobulus flocculi ELLIOT SMITH is hier immers — aldus INGVAR — opgebouwd uit den flocculus (welke met den nodulus samenhangt) en den para-flocculus, welke mediaanwaarts in de uvula overgaat.

Uit deze overeenkomst besluit INGVAR dat de vogels in het bezit zijn van een para-flocculus.

Reeds eerder vermelden wij de zienswijze van bovengenoemden auteur. Wij gaven echter als onze meening te kennen dat de conclusie van INGVAR niet de juiste is. Dit gronden wij op twee feiten, n.l. 1ste Het pyramis aandeel van de aurikel bij den vogel wordt door INGVAR verwaarloosd ¹⁾ en 2e. Onzes inziens staat de para-flocculus zoowel met pyramis als met uvula in verbinding in plaats van met de uvula alleen zooals de betreffende onderzoeker mededeelt.

De kwestie is zonder twijfel belangrijk, want het beantwoorden van de vraag of de vogel een para-flocculus bezit of niet, beslist mede of deze lob behoort tot het paleo- of neocerebellum zooals verder mag blijken. In het eene geval wordt op den para-flocculus een geheel ander licht geworpen dan in het andere. Dit is de reden dat wij nader op het probleem ingaan.

¹⁾ Zooals straks zal blijken is de aurikel van den vogel onzes inziens homoloog met den flocculus van het zoogdier. Het mag nu vreemd schijnen dat de lob zoowel met pyramis als met uvula en nodulus samenhangt. Dit zou min of meer in overeenstemming zijn met de meening van sommigen, die een connectie van den flocculus met den nodulus en de uvula aannemen. Het door ons ingestelde onderzoek naar deze kwestie had echter tot resultaat, dat wij konden vaststellen dat de flocculus slechts met den nodulus is verbonden.

I. Zooals bekend, introduceerden EDINGER ('09) en COMOLLI ('10) een nieuwe indeeling van de kleine hersenen ¹⁾. Het uitgangspunt hunner phylogenetische onderzoekingen was het cerebellum van den vogel. Volgens deze auteurs bestaat dit uit den vermis van de kleine hersenen van het zoogdier tezamen met de flocculi welke aan den nodulus zijn gehecht. Het zoogdiercerebellum onderscheidt zich nu van dat der vogels doordat bij het eerste de hemisferen ontstaan zijn ²⁾. Zoo vindt men dus de bekende sagittale deeling in drieën: twee hemisferen welke den vermis aan weerszijden insluiten.

II. De meening van EDINGER en COMOLLI dat het cerebellum van het zoogdier zou bestaan uit een paleocerebellair deel, aan beide zijden scherp begrensd door een neocerebellair deel, alhoewel in hoofdzak juist, is gebleken aan zekere restricties onderhevig te zijn. Straks komen wij hierop terug. Allereerst echter willen wij zien of het uitgangspunt van beide auteurs juist is geweest, of, met andere woorden: Is de vermis *in principe* scherp te onderscheiden van de hemisfeer? Wij meenen dat dit het geval is en wel op grond van het volgende:

a. Directe vestibularisvezels komen in nodulus, uvula, lingua en flocculus (INGVAR, '18, DOW, '38), daarentegen niet in de hemisferen voor.

b. Spinocerebellaire vezels komen in lingua, lobulus centralis, culmen, lobus medius medianus (vlak achter den sulcus primarius), pyramis en uvula (INGVAR '18), lobulus centralis, culmen, pyramis (HORSLEY & MACNALT, '09) nodulus, uvula, pyramis, lobus medius medianus, culmen, lobulus centralis, lingua (BECK '27), terwijl de hemisferen zeer waarschijnlijk geen spinocerebellaire vezels ontvangen.

c. De eerste groeven van het corpus cerebelli — fissura uvulonodularis, sulcus primarius, fissurae secunda en praepyramidalis — verschijnen in de mediaanlijn. (Zie hiertoe ons embryologisch gedeelte).

¹⁾ Zie de inleiding van dit proefschrift.

²⁾ Men houde in het oog dat de zoogdieren niet van de vogels afstammen. Het vogelcerebellum mag dus niet beschouwd worden als „basis” waarop dat der mammalia is gebouwd. Veeleer zal als uitgangspunt moeten dienen de gemeenschappelijke voorouder van zoowel vogel als zoogdier, het reptiel.

d. De schorsrijping geschiedt in het algemeen van mediaan naar lateraal (BIACH '10, Löwy '10, VAN VALKENBURG '12, HAYASHI '24, WINKLER '27, JACOB '28, e.a.).

e. Hetzelfde geldt voor de myelogenese (VOGT '05, Löwy '10, BIACH '10, VAN VALKENBURG '12, NAITO '23, JACOB '28, e.a.).

f. De gegevens welke de kliniek der kleine-hersenantrophieën ons biedt doen blijken dat de hemisferen meer vulnerabel zijn dan de vermis (BROUWER '12, BRUN '17, KOSTER '25, BRINKBOK '41, e.a.).

Uit deze zes punten willen wij besluiten dat *in principe* zeker een mediaan deel scherp te onderscheiden valt van twee laterale deelen, dus dat de indeeling van EDINGER en COMOLLI in beginsel zeker juist is. Weliswaar hebben zich hiertegen stemmen verheven — hierop komen wij terug, zie III — doch men vergete niet, dat de neocerebellaire deelen op de een of andere wijze ontstaan zijn uit de paleocerebellaire, m.a.w. dat er een vervlechting tusschen beide deelen zal bestaan. Een scherp overgangsgebied bestaat er niet en is niet te verwachten. HOENEVELD ('23) heeft dit in zijn dissertatie scherp uitgedrukt (bldz. 53):

„Indien men aanneemt, dat onder veranderde levensomstandigheden nieuwe functies door het zich ontwikkelende wezen gevormd worden, omdat zij noodzakelijk zijn, dan zullen die nieuwe functies ab origine onder leiding blijven van de reeds bestaande oudere functies . . . dan zal dat nieuwe weefsel tusschen het oude worden geplaatst. Eerst als de strijd om ruimte zich . . . verzet, zal er ook plaats daarnaast in beslag genomen worden. Op dat oogenblik is echter die nieuwe functie nog altijd onder leiding van het oudere gedeelte gebleven. Het is dan niet aan te nemen dat uitsluitend nieuw weefsel daarnaast wordt geplaatst, maar weefsel waarin wederom nieuwere en oudere elementen naast elkander voorkomen . . . gaat de groei verder, dan zal hetzelfde proces zich afspelen met iets jonger weefsel, totdat de verdunning van het allerjongste . . . weefsel zoo groot is, dat men er practisch van kan spreken, alsof er geen oud cerebellum meer in te vinden is”.

III. Stemmen die zich verhieven tegen de indeeling van EDINGER en COMOLLI bleven echter niet uit (MARBURG, WINKLER e.a.). Het is hier niet de plaats het probleem uitgebreid te bespreken. Wij willen er slechts op wijzen, dat de meening van de tegenstanders onder meer steunden op het feit, dat in den vermis ponsvezels ein-

digen (KARPLUS & SPITZER '07, WINKLER '26, BRUN '27, BIEMOND '31, SINNIGE, '38 e.a.). Hieruit zou dus volgen dat de worm — een paleoformatie — ook enkele neocerebellaire elementen krijgt.

Hiermede in overeenstemming is de waarneming van HALLER ('31) die vermeldt dat bij den Gibbon het folium vermis zich nog in de diepte van den sulcus praepyramidalis bevindt. Bij de hoogere apen gaat het naar de oppervlakte groeien, gevolgd door het tuber. Hij geeft hiervan eenige duidelijke figuren. De vermis van het zoogdiercerebellum is dus niet uitsluitend paleocerebellair. Dit is in strijd met de indeeling volgens EDINGER en COMOLLI.

De vraag doet zich thans voor of dit bij het vogelcerebellum ook het geval is en deze vraag willen wij thans nader onder oogen zien.

IV. Het cerebellum der vogels bestaat — aldus EDINGER en COMOLLI — uit het vermisdeel van het zoogdiercerebellum met de aurikels. Beide onderdeelen zullen wij apart beschouwen.

a. „Vermisdeel”, beter: corpus cerebelli. In het corpus cerebelli van den vogel komen vestibulaire vezels en spino-cerebellaire vezels voor (INGVAR '18). Beide vezelsystemen zijn phylogenetisch oud. Het voorkomen van ponsvezels is nog niet vastgesteld. (ARIËNS KAPPERS, HUBER en CROSBY '36). Aan den anderen kant bevindt zich evenwel grijze stof langs de medulla oblongata ter hoogte van het cerebellum. De functie van deze, aan ponsgrijs herinnerende formatie, was tot voor kort niet bekend ¹⁾.

¹⁾ NAITO ('23) en MARBURG ('24) zijn van meening dat zich paleo-cerebellaire elementen bevinden in den middelsten kleine-hersenenarm. Het is zeer wel mogelijk dat deze oude vezels in de bovengenoemde grijze formatie hun oorsprong hebben. Volgens BRUN evenwel — welke schrijver zich beroept op de gegevens door VON MONAKOW en BOROWIECKI verstrekt — zijn dit vezels uit den nucleus reticularis tegmenti; zij zouden dan dus niet afkomstig zijn uit de grijze stof.

Thans evenwel is gebleken — naar Prof. ARIËNS KAPPERS mij mededeelde — dat in genoemde grijze stof tectale vezels eindigen. Deze vezelen vinden wij ook bij de zoogdieren, alwaar zij in de nuclei dorso-laterales pontis hun einde vinden (tractus tecto-protuberantiel van VAN GEHUCHTEN). Een schematische voorstelling ziet men in nevenstaande plaat (blz. 118) de hersenen van een vogel voorstellend (naar ARIËNS KAPPERS). Daarnaast bestaan er vezels welke de prikkels van uit deze oude kernen leiden naar het cerebellum. Het verloop dezer vezelen is door het brachium pontis.

toe het bekende boek van BOLK ('06)). Nu is het algemeen bekend, dat ook de paleogedeelten in het centrale zenuwstelsel niet altijd dezelfde blijven. Als voorbeeld kunnen wij den bouw van de medulla oblongata en die van het ruggemerg noemen.

Een essentieel iets roert KOSTER ('25) aan wanneer hij schrijft: „... dat de neocerebellaire gedeelten regelmatig een hogere ontwikkeling doormaken bij het omhoog stijgen in de dierenreeks, doch dat de paleogedeelten dit niet doen. Aan de grootte van het neocerebellum kan men zien, of dit gedeelte van het centrale zenuwstelsel behoort bij een dier, dat in een hogere klasse thuis behoort, aan de grootte van het paleocerebellum echter niet.”

Zonder twijfel wordt dit belangrijke verschil veroorzaakt door de aanwezigheid van elementen welke in het paleocerebellum ontbreken. Als zoodanig richt onze aandacht zich allereerst op de ponsvezels.

Het bovenvermelde feit, de wisseling in grootte van den lobus medius bij de diverse vogelsoorten, kan nu o.i. mogelijk veroorzaakt gedacht worden door twee dingen: óf door het in meer of mindere mate aanwezig zijn van ponsvezels, óf doordat bij de eene soort de spinocerebellaire vezels (phylogenetisch oud) meer op den voorgrond treden dan bij de andere soort. — De laatste oorzaak komt ons als verreweg de meest waarschijnlijke voor. Als voorbeeld van een vogelsoort waarbij de lobus medius het meest ontwikkeld is, noemt INGVAR n.l. de struisvogel, welke tot een der laagstaande species behoort. Wij meenen wel — mede in verband met hetgeen wij boven betreffende de ponsvezels bespraken — dat bij deze struisvogel de vergrooting van de lob niet tot stand wordt gebracht door toename van het aantal ponsvezels. Wanneer INGVAR nu verder vermeldt, dat de lobus medius het meest ontwikkeld is bij die vogels, welke het grootste lichaam hebben, dan komt het ons voor, dat zonder twijfel in de toename van het aantal spino-cerebellaire vezels de oorzaak van de vergrooting van den lobus medius gezocht moet worden¹⁾.

De wisselende grootte dezer lob is dus geen argument ten gunste van het eventueel aanwezig zijn van neocerebellaire elementen in het corpus cerebelli van den vogel.

¹⁾ Dezelfde meening vinden wij bij DOW (1941).

Het onderzoek van de vezelverbindingen van de oliva inferior met de kleine hersenen maakt het waarschijnlijk dat de hoofdolijf door middel van efferente vezels met den cortex cerebelli verbonden is (een zeer uitvoerige literatuuropgave hierover vindt men bij BRINKBOK '41). De vogel heeft een homologon van de oliva inferior, n.l. de ventro-laterale lamel van deze celgroep zooals die bij de zoogdieren aanwezig is (KOORY '18). Dank zij het onderzoek van BROUWER ('15), KOORY ('16), BRUN ('18) e.a. weten wij daarnaast dat van de hoofdolijf de orale pool en de mediale gedeelten van het dorsale en ventrale blad, eveneens in het orale gedeelte der kern, phylogenetisch oud zijn, in tegenstelling tot de rest hiervan. Volgens HOLMES en STEWART ('04), en BRODAL ('39) hebben deze oude deelen vezelverbindingen met den vermis. Het ligt voor de hand aan te nemen dat de oliva inferior bij den vogel het homologon is van het phylogenetisch oude gedeelte van de hoofdolijf zooals wij die bij de zoogdieren kennen.

Ook de olijf bij de vogels bewerkt dus niet het voorkomen van neocerebellaire elementen in het cerebellum van deze dieren.

b. Aurikel.

SHIMAZONO ('12) vermeldt dat in de kleine hersenen der vogels de myelinisatie begint in de aurikel en wel tegelijk met den aanvang van dit proces in de area acustica. Daarnaast zag hij secundaire n. VIII vezels zich begeven naar de aurikel bij den vogel, den z.g. tractus floccularis vormend. GROEBBELS ('27) kon vezels van den oralen n. VIII wortel tot in deze lob vervolgen. Verder is beschreven dat bij lagere vertebraten — reptielen b.v. — vestibulaire vezels den aurikel bereiken. Dit pleit voor de homologie van de aurikel van reptiel en vogel. De betreffende lob bevat dus in ieder geval een phylogenetisch zeer oude component hetgeen overeen komt met de algemeen geldende opvatting — die van INGVAR uitgezonderd — dat zij homologoog is met den flocculus der zoogdieren, welke, zooals bekend, eveneens in een nauw verband staat met het vestibulaire apparaat. Evenmin als dit bij de aurikel van de visschen het geval is (VOORHOEVE) zijn in die van den vogel andere vezels dan vestibulaire aangetoond.

Weliswaar betoogen RIESE ('25) en MARBURG ('24) dat de flocculus bij den mensch — dat is dus het homologon van de aurikel der vogels — pontine vezels bevat, doch aan den anderen kant heeft

KOSTER ('25) daartegen zijn stem verheven door er op te wijzen, dat het niet onmogelijk is dat het frontale ponsgedeelte een paleoformatie is, daar de vogels hiervan mogelijk reeds een gedeelte bezitten (zie boven). Verder betoogt BRUN ('18) dat zich eventueel phylogenetisch oude vezels in het brachium pontis zouden bevinden, welke hun oorsprong zouden hebben in den nucleus reticularis tegmenti.

Het is niet bewezen, en o.i. is het onwaarschijnlijk te achten, dat de aurikel van de vogels andere dan phylogenetisch oude elementen zou bevatten.

c. Het is noodzakelijk een enkel woord te wijden aan de kernen der kleine hersenen. Zooals bekend zijn de nuclei tecti, globosi en emboliformes oud. Zij ontvangen vezels uit de schors van den vermis. Ook de vogels bezitten deze kernen reeds. Daarnaast vindt men evenwel in het cerebellum dezer dieren een groep van cellen welke het homologon van den nucleus dentatus zou zijn.

Dank zij het werk van WEIDENREICH ('99), VAN VALKENBURG ('12), BROUWER ('15), BRUN ('18), DEMOLE ('27), GANS ('24) e.a. weten wij nu, dat de tandkern der zoogdieren uit twee gedeelten bestaat, n.l. een dorso-mediaal oud gedeelte en een ventro-lateraal deel dat phylogenetisch jong is. — Het oude deel dezer kern is nu bij de vogels aanwezig.

Wij hebben thans het vogelcerebellum beschouwd en wij komen tot het besluit dat noch corpus cerebelli, noch aurikel, noch een der kernen neocerebellaire elementen bevat. Dit bewijst echter nog niet, dat de paraflocculus niet bij de vogels voorkomt, daar mogelijk deze lob zelf phylogenetisch oud kan zijn. Wij zullen dus nu onderzoeken in hoeverre dit juist is.

Wij kunnen hierover kort zijn.

1. Het vergelijkend anatomisch onderzoek leerde ons, dat de paraflocculus bij den mensch vertegenwoordigd wordt door den lobus biventer en de tonsil. Aan het neocerebellaire karakter dezer lobben behoeft niet te worden getwijfeld. (Zie ook 4 en 6).

2. Wanneer wij de betreffende lob bij de verschillende zoogdiersoorten vergelijken, dan treft ons het wisselend uiterlijk hiervan, een eigenschap, die typisch is voor alle neocerebellaire deelen.

3. Verder bleek dat een groei is vast te stellen van het dorsale

been van den paraflocculus naar de pyramis en van het ventrale been naar de uvula. Deze groei neemt bij het stijgen in de reeks der zoogdieren toe, om het meest uitgesproken te zijn bij den mensch.

4. De embryologie van het menschelijk cerebellum leert ons dat de tonsil pas in een zeer laat stadium haar groeven krijgt.

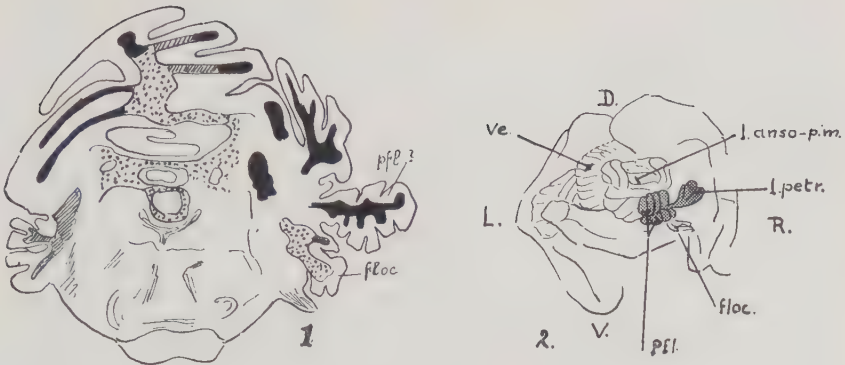
5. De embryologie der kleine hersenen leert ons dat de paraflocculus deel uitmaakt van het corpus cerebelli der zoogdieren, met name van de cerebellaire hemisfeer. Wij weten dat deze hemisfeer een neocerebellaire formatie is, daar haar ontwikkeling parallel gaat met die van de groote-hersenhelfronden, terwijl zij zich aan den anderen kant projecteert op het phylogenetisch jonge deel van den nucleus dentatus.

6. Uit de mededeelingen betreffende de myelogenese (zie boven) blijkt, dat de tonsil en lobus biventer pas in een laat stadium gemyeliniseerd worden. Hetzelfde geldt voor de schorsrijping.

7. Bij het hodologisch onderzoek van de kleine hersenen van de rat konden wij vaststellen dat de paraflocculus zich projecteert op het uiterst ventro-laterale gedeelte van den nucleus dentatus, d.w.z. op dat deel hetwelk het jongste is. — Ook zagen wij dat de paraflocculus vele ponsvezels ontvangt. Daarnaast heeft de lob verbindingen met de hoofdolijf en wel met het phylogenetisch jonge deel dezer kern (BRODAL '39, '40).

De hier genoemde punten bewijzen dat de paraflocculus zonder twijfel een phylogenetisch jonge formatie is. Een andere gedachte hierover koesteren BROUWER en BIEMOND ('38) die bij een pasgeboren makaak konden vaststellen dat de vermis, flocculus en paraflocculus gemyeliniseerd waren in tegenstelling tot de rest der hemisferen. Zij geven hiervan een reeks figuren. Wij meenen echter dat de paraflocculus hier als nog niet gemyeliniseerd wordt afgebeeld (fig. 1 en 2)¹⁾.

¹⁾ Teneinde deze meening aan een nader onderzoek te toetsen, stelde Prof. BROUWER mij welwillend zijn preparaten van den pasgeboren makaak beschikbaar. De beschouwing dezer coupes maakt het waarschijnlijk, dat de lob, in fig. 1 met pfl. aangegeven, de paraflocculus is, daar ook aan het macroscopische preparaat dit lobje zijdelings uitsteekt. Een nader bewijs, steunend op de vezelverhoudingen kon echter niet geleverd worden, aangezien degeneratiepreparaten niet aanwezig waren.



Dwarsdoorsnede door het cerebellum van een pasgeboren makaak (naar BROUWER en BIEMOND). In tegenstelling met dezen meenen wij echter dat de door ons hier met pfl.? aangegeven lob de paraflocculus is. Men vergelijke hiertoe fig. 2, de kleine hersenen van *Macacus nemestrinus* voorstellend, gezien van rechts-caudaal. De paraflocculus is hierin door een grijze kleur aangegeven. Indien deze zienswijze juist is, volgt hieruit dat de paraflocculus in het hier aangegeven stadium nog niet gemyeliniseerd is gelijk dit met de rest der hemisfeer het geval is (aangegeven door een zwarte kleur), in tegenstelling tot den flocculus (floc.) welke reeds van merg is voorzien (gestippeld).



Cerebellum van *Nucifraga*, gezien van links-caudaal. De pyramis en de uvula zetten zich lateraalwaarts voort, iets, wat zich — oppervlakkig beschouwd — ook bij het zoogdier voordoet. L. med. post.: lobus medianus posterior. F. pr. pyr.: fissura praepyramidalis. II: fissura X (secunda). Pyr.: pyramis. Uv.: uvula. Floc.: flocculus.

Het vogelcerebellum is uitsluitend paleocerebellair, de para-flocculus is een neoformatie, wij kunnen dus besluiten dat de vogel geen para-flocculus heeft.

Het is evenwel niet te ontkennen dat de aurikel bij deze dieren mogelijk een uvula- respectievelijk pyramisaandeel kan hebben (zie fig. 3). Wij moeten echter niet uit het oog verliezen dat deze aandelen een tendentie hebben te groeien van mediaal naar lateraal. Bij den para-flocculus zagen wij echter een groei in tegengestelde richting. Dit is een principiëel verschil, dat niet verwaarloosd mag worden wanneer wij dit zien in het licht der neurobiotaxis.

HOOFDSTUK V.

De vezelverbindingen van den paraflocculus.

Inleiding.

In de voorafgaande hoofdstukken hebben wij getracht een inzicht te krijgen in de verhouding van den paraflocculus ten opzichte van de rest van het cerebellum. Dit leidde tot verschillende conclusies welke wij in hoofdstuk VII nader zullen beschouwen. Naast de gevolgde methodiek — de macroscopisch-anatomische — is echter het microscopisch onderzoek van het grootste belang. Hieruit immers leeren wij langs welke banen extra-cerebellaire prikkels in de ons hier belang inboezemende lob aankomen, langs welke vezelsystemen impulsen den paraflocculus en het cerebellum verlaten, terwijl wij tenslotte een nader inzicht verkrijgen in de samenwerking van dit deel met de andere lobben der kleine hersenen, bij welke samenwerking de associatievezels een belangrijke rol spelen.

Naast hetgeen in de literatuur te vinden is, vermelden wij de resultaten van het onderzoek van de microscopische preparaten — gekleurd volgens MARCHI — van de cerebella van ratten en konijnen waarbij de paraflocculus aan een zijde verwijderd was. Verder maken wij gebruik van de onderzoekingen, verricht aan het zenuwstelsel van dieren die tijdens het leven verschijnselen vertoonden welke het vermoeden wettigden dat hieraan een atrophie der kleine hersenen ten grondslag lag. Tenslotte benutten wij eenige myelinisatiepreparaten van een pasgeboren makaak.

Onze beschouwing zullen wij beginnen met het onderzoek van de verbindingen van den paraflocculus met het vestibulaire systeem. Vervolgens willen wij nagaan of er een relatie bestaat met diverse hersenzenuwen of hun kernen. Hierna bezien wij de verbindingen welke loopen in het ruggemerg, verlengde merg, het corpus restiforme, brachium pontis en brachium conjunctivum anterius, om te eindigen met eenige mededeelingen over de intracerebellaire verbindingen.

A. Verbindingen met het vestibulaire systeem.

I. Verbindingen met de vestibulariskernen.

a. BÁRÁNY (1914) meent aan de hand van prikkelproeven aan te kunnen nemen dat de „flocculus” van het konijn in verbinding staat met den homolateralen nucleus BECHTEREW (nucleus vestibularis superior).

Het trekken van conclusies gebiedt bij dit soort proeven echter groote omzichtigheid daar men niet weet in hoeverre de gebezigde elektrische stroom aanleiding geeft tot het optreden van slipstroomen en men bovendien in het ongewisse is in welke mate deze slipstroomen zich zullen uitbreiden, aldus de resultaten der proef onzuiver makend. Bovendien maakt BÁRÁNY geen onderscheid tusschen den paraflocculus eener — en den flocculus anderzijds. Beide lobi vat hij samen onder één naam: flocculus. Het is dus zeer wel mogelijk dat de onderzoeker (ook) den flocculus geprikkeld heeft. Wij moeten derhalve dit werk van BÁRÁNY met reserve beschouwen.

In 1916 verscheen een publicatie van LÖWY waarin de z.g. *angulaire bundel* beschreven werd. Deze bundel zou loopen van de „formatio vermicularis” langs den hoek tusschen de basis van het cerebellum en de medulla oblongata naar den nucleus BECHTEREW. BÁRÁNY nu beroept zich in een later geschrift (1917) op dit werk van LÖWY, betoogende, dat deze angulaire bundel dezelfde zou zijn als die welke hij in 1914 meende aangetoond te hebben.

Het woord „formatio vermicularis” is geïntroduceerd door BOLK (1906). Hieronder vatte deze schrijver den flocculus en paraflocculus samen. Het is dus in verband met het bovenstaande van belang om na te gaan, van uit welk der beide onderdeelen dezer formatie de angulaire bundel zich naar den nucleus vestibularis superior begeeft.

BROUWER en COENEN (1921) namen bij een vijftal konijnen een grooter of kleiner deel van den „flocculus” weg. In één dezer vijf gevallen waren zij in staat degeneratie aan te toonen in de kern van BECHTEREW. Helaas maken ook deze werkers geen onderscheid tusschen den flocculus en paraflocculus, zoodat wij deze proefneming niet bewijzend achten voor het ontstaan van den bundel van LÖWY in één dezer lobi. Talrijke andere onderzoekers daarentegen — BRUCE (1895), VAN VALKENBURG (1912), GROEBBELS (1927), JACOB (1928), JOHNSTON (1934), LARSELL (1936), DOW (1936) e.a. — wijzen er op dat er een vezelverbinding bestaat tusschen den flocculus en de vestibulariskernen.

Bij een drietal ratten, waarbij behalve de paraflocculus, ook de flocculus gekwetst was, waren wij in staat om gedegenerende vezels vanuit den flocculussteel te vervolgen naar den nucleus BECHTEREW. Deze vezeldegeneratie ontbrak bij die dieren, waarbij slechts de paraflocculus gelaedeerd was.

Het is dus zeker dat de angulaire bundel zijn oorsprong heeft in den flocculus en niet in den paraflocculus. Hiermede verliezen de proeven van BÁRÁNY voor ons veel van hun waarde.

KUZUME (1926) kwetste eveneens bij het konijn den „flocculus” — ook hij vat hieronder zoowel flocculus als paraflocculus samen — en onderzocht de coupes welke hier volgens NISSL gekleurd waren. Er was geen ontaarding in de kern van BECHTEREW te vinden.

Uit de hierboven beschreven resultaten kan onzes inziens met voldoende zekerheid besloten worden dat de paraflocculus niet met den nucleus vestibularis superior in verbinding staat. Ook op andere gronden meenen wij dit te kunnen motiveeren. Hierop komen wij straks terug (zie onder b).

b. DOW (1936) zag na laesie van den paraflocculus bij de rat geen degeneratie volgens MARCHI in de vestibulariskernen. Wij verkregen hetzelfde resultaat.

KUZUME vond bij zijn hierboven aangehaalde proeven retrograde ontaarding in de kern van DEITERS. Dit kon niet bevestigd worden door YOSHIDA (1924) en door DOW (1936), ofschoon de laatste auteur een afferente verbinding op grond van het ontbreken van chromatolyse niet wil uitsluiten.

Verder beschadigde DOW in dezelfde proevenreeks secundaire vestibularisvezels en de wortelvezels dezer hersenzenuw. In geen van de beide gevallen was echter MARCHI-degeneratie in den paraflocculus aan te toonen. DOW ontkent dan ook het bestaan van primaire en secundaire vestibularis vezels in deze lob.

Wanneer wij het bovenstaande thans overzien, dan blijkt ons dus dat de paraflocculus geen prikkels zendt naar eenige vestibulaire kern.

Voor zooverre het eenige afferente verbinding betreft, staan de meeningen van KUZUME en die van DOW en YOSHIDA dus tegenover elkaar. Wij hechten de meeste waarde aan de opinie van de laatsten, gelijk uit het volgende mag blijken:

1. KUZUME differentieert den flocculus niet van den para-flocculus. De retrograde degeneratie in den nucleus vestibularis lateralis kon dus veroorzaakt zijn door wegname of beschadiging van het eerstgenoemde kleine-hersenonderdeel. Dit klemmt temeer daar bekend is, dat de flocculus in een nauwe relatie staat met de vestibulaire kernen.

2. De kernen van de achtste kopzenuw zijn phylogenetisch zeer oud. Zij vormen als het ware een eenheid met andere oude gedeelten van het cerebellum, zooals nodulus, uvula, flocculus, lingua, (VAN HOEVELL (1916), INGVAR (1918), GROEBBELS (1927) e.a.).

Bij het zoogdier vormen zich nu de hemisferen der kleine hersenen. Het is bekend dat deze ontwikkeling in verband staat met de toenemende mogelijkheid van de bilaterale musculatuur van romp en extremiteiten om onafhankelijk van elkaar bewegingen uit te voeren. Oorspronkelijk wordt de spiertonus in de bilaterale musculatuur o.a. beheerscht door het paleocerebellum, dat slechts werkt in samenhang met het vestibularissysteem (GROEBBELS, 1927), en wel zoodanig dat het slechts corrigeerend werkt op de vestibulaire reacties, hetgeen o.m. bewerkstelligd wordt door middel van in den fasciculus longitudinalis posterior afdalende vezels. Later echter — bij het zoogdier — is het cerebellum in staat ook op andere wijze den spiertonus te regelen n.l. in samenwerking met het neopallium.

Een directe vezelverbinding van de cerebellaire hemisfeer met het vestibularis-apparaat is ons niet bekend. Klaarblijkelijk gaat deze regulatie dus buiten het vestibulaire systeem om ¹⁾.

In hoofdstuk II nu werd ons duidelijk dat de para-flocculus een deel uitmaakt van de cerebellaire hemisfeer. Op grond hiervan komt ons een directe vezelverbinding van den para-flocculus met het n VIII stelsel onwaarschijnlijk voor ²⁾.

¹⁾ Men vergelijke verder de noot op blz. 46.

²⁾ Men houde in het oog dat dit niet wil zeggen dat de functies van het neocerebellum scherp begrensd zijn ten opzichte van die van het paleocerebellum. Zonder twijfel oefent het phylogenetisch jongere deel invloed uit op phylogenetisch oude bewegingen. Van een scherp gescheiden zijn van paleo- en neocerebellum is echter geen sprake. De wijze waarop het laatste het eerste beïnvloedt wordt echter o.m. bewerkstelligd door intracerebellaire associatievezelen en niet door vezels welke zich vanuit jonge formaties der kleine hersenen begeven naar oude structuren, buiten dit orgaan gelegen.

Wij meenen dat de paraflocculus niet met het tot den nervus vestibularis behoorende systeem in verbinding staat. Dit fundeeren wij op hetgeen wij zoojuist betoogden, daarnaast op het feit dat primaire en secundaire vestibularis vezelen in den paraflocculus niet voorkomen en dat na laesie dezer lob geenerlei Marchi-degeneratie in eenige n. VIII kern was waar te nemen.

II. Verbindingen met den fasciculus longitudinalis posterior.

BROUWER en COENEN (1921) waren niet in staat een directe verbinding tusschen den paraflocculus en den fasciculus longitudinalis posterior vast te stellen. KUZUME (1926) echter merkte na laesie van den „flocculus” bij het konijn wel degeneratie (volgens MARCHI) op in den betreffenden vezelbundel, zoowel homo- als heterolateraal. Om redenen welke wij boven uiteenzetten achten wij deze proef echter niet bewijzend. MUSKENS (1904) nam bij een zijner konijnen, waarbij de paraflocculus weggenomen was, een zwarte korreling waar in den fasciculus longitudinalis posterior. Helaas was bij dit dier tevens het vestibulair apparaat gekwetst, zoodat aan dit experiment niet de waarde van een zuivere proef mag worden toegekend, gelijk ook deze auteur opmerkt. Bovendien komen in MARCHI-preparaten enkele korrelingen in den fasciculus dikwijls voor, ook zonder nawijsbare oorzaak.

De beschouwing van de preparaten onzer geopereerde ratten leerde ons het volgende: Een werkelijke degeneratie in den fasciculus longitudinalis posterior was slechts op te merken bij dat dier, waarbij, behalve de paraflocculus, ook de flocculus gelaedeerd was. Het vestibularis systeem was nooit beschadigd. Daarentegen vonden wij in die preparaten waar de flocculus intact was en dus slechts de paraflocculus weggenomen was, de vezelbundel zonder eenige verandering. Onze conclusie is dus dat de paraflocculus niet in verbinding staat met den fasciculus longitudinalis posterior, terwijl dit wel met den flocculus het geval is.

Zooals bekend is de fasc. long. post. samengesteld uit vezelen van zeer verschillend: herkomst, o.a. uit afdalende vezels uit het tectum opticum (tr. tecto-bulbaris et spinalis dorsalis) welke eindigen in de oogspierkernen en het ruggemerg, en uit vezels vanuit den fasc. uncinatus. Verder ontvangt de bundel vele vezels uit de vestibulariskernen, waaronder vezelen vanuit den nucleus DEITERS naar de homolaterale nucleï III, IV en VI, en het ruggemerg. Tenslotte ook uit de reticulaire kernen der medulla oblongata.

De functie van den hier beschouwden bundel is klaarblijkelijk: het coördineeren van diverse motorische centra. Wanneer de vestibulaire nuclei nu in een prikkeltoestand geraken dan zal dit ook met bovengenoemde motorische kernen het geval zijn, m.a.w. de oogspierkernen b.v. geraken in een excitatietoestand gedurende een of andere beweging tengevolge waarvan het evenwichtssysteem geprikkeld wordt. Hoogstwaarschijnlijk verlopen langs den fasciculus longitudinalis posterior de impulsen welke nystagmus, oogdeviatie, compensatoire kopbewegingen enz. veroorzaken. (Zie ook de publicatie van EDINGER, 1913.)

Zonder twijfel zal het cerebellum een rol spelen bij het optimale verloop dezer reacties. Om de vraag te kunnen beantwoorden welk deel der kleine hersenen mogelijk hiervoor verantwoordelijk is, willen wij eenige dingen op den voorgrond plaatsen.

1. Het systeem van den fasc. long. post. is phylogenetisch zeer oud, het ontvangt reeds bij de visschen vezelen uit de vestibulaire en verwante cerebellaire deelen (tr. octavo et cerebello motorius, ARIËNS KAPPERS 1906, WALLENBERG, 1907). Het „corrigeerend cerebellumdeel” is dus ook zeer oud (zie ook GROEBBELS 1927).

2. Het betreffende deel der kleine hersenen moet met de vestibularis kernen in verbinding staan. De phylogenetische ontwikkeling van de kern van DEITERS b.v., deelen waarvan in den loop der phylogenese naar het cerebellum toe gemigreerd zijn (VAN HOEVELL, 1926), maakt dit wel zeer waarschijnlijk.

Van den paraflocculus weten wij dat het een jonge formatie is en verder dat deze lob niet met de nuclei vestibulares in verbinding staat. Ook op grond hiervan wordt een directe relatie van dezen lobus met den fasciculus longitudinalis posterior zeer onwaarschijnlijk.

Wanneer wij tenslotte deze conclusie beschouwen tezamen met die welke het hodologisch onderzoek ons heeft verstrekt, dan kan tenslotte wel besloten worden dat de paraflocculus geen vezelverbinding heeft met den hier beschouwden bundel.

B. Verbindingen met de kernen der hersenzenuwen.

I. Verbindingen met den nucleus oculomotorius.

Blijkens de publicaties van KLIMOFF (1901), WALLENBERG (1905), VAN GEHUCHTEN (1906), ALLEN (1924), SINNIGE (1938) e.a. komen er in het brachium conjunctivum vezels voor welke zich

na kruising begeven naar de zich aan die zijde bevindende oculomotoriuskern. Het is mogelijk dat zich hierbij vezels bevinden, afkomstig van of rechtstreeks uit de schors van den paraflocculus óf dat deel van den nucleus dentatus waarop zich deze lob projecteert.

Op grond van zijn proeven, door ons boven reeds aangehaald en besproken, neemt BĂRĂNY een efferente verbinding aan van den „flocculus” met den nucleus III. Deze verbinding zou zoowel gekruist als ongekruist zijn. Hiermede in overeenstemming is het onderzoek van LÖWY (1916), welke schrijver een gedegenereerden bundel zag tusschen de „formatio vermicularis” en de heterolaterale oculomotoriuskern.

KUZUME (1926) kon daarentegen noch in zijn MARCHI-, noch in zijn NISSL-coupees eenige verandering constateeren in den gelijkzijdigen nucleus III. Hiermede stelt hij zich dus tegenover LÖWY.

BÜRGI (1943) twijfelt op grond van prikkelproeven met electrischen stroom aan het voorkomen van vezels naar de oculomotoriuskern in het brachium conjunctivum. De door dezen auteur verrichte experimenten kunnen ons echter hier niet van dienst zijn: het appliqueeren van electrischen stroom op het centrale zenuwstelsel werpt resultaten af welke een te groote factor van onzekerheid inhouden. Zonder twijfel toch komen de door BÜRGI ontkende vezels naar den nucleus III in den bovensten kleine-hersenarm voor, gelijk velen dit langs anderen weg konden vaststellen.

In onze eigen MARCHIpreparaten konden wij geen duidelijk verschil zien in de oculomotoriuskern van links en rechts. Onze meening is dat zich geen vezels bevinden tusschen de schors van den paraflocculus en de oculomotoriuskern. In geen onzer preparaten was de nucleus dentatus gekwetst. In hoeverre er een verbinding bestaat tusschen dat deel dezer kern waarop zich de paraflocculus projecteert en den nucleus III kunnen wij dus niet beoordeelen.

Met KUZUME plaatsen wij ons dus tegenover LÖWY. Wij willen hierbij opmerken dat deze laatste schrijver niet aangeeft of de door hem beschreven bundel uitgaat van het flocculaire deel van BOLKS „formatio vermicularis”. In verband met hetgeen wij boven uiteenzetten — zie A — komt ons de eerste mogelijkheid als de meest waarschijnlijke voor, ofschoon wij niet uit het oog moeten verliezen dat een verbinding van den neocerebellairen paraflocculus met het phylogenetisch jongere deel van den nucleus III niet ondenkbaar zou

kunnen zijn. Zooals wij zoojuist echter aangaven pleit daar het door ons verrichte microscopisch onderzoek ten stelligste tegen.

Het physiologische experiment steunt ons: indien de paraflocculus eenigen invloed uitoefenen zou op de oogspieren dan zou men verwachten dat na de eenzijdige exstirpatie dezer lob een — althans tijdelijke — deviatie of nystagmus waar te nemen zou zijn. Het één noch het ander is echter het geval. Ook BRUN (1926) laat zich in dezen zin uit.

II. Verbindingen met den nucleustrochlearis.

Hierover kunnen wij kort zijn. De nuclei III en IV vormen als het ware een eenheid. Zoo er een relatie zou bestaan tusschen den paraflocculus en de eene, zoo zou er zeker ook een verbinding aanwezig zijn tusschen de betreffende lob en de andere kern.

Ten aanzien van den nucleus III ontkennen wij het bestaan eener verbinding en dit meenen wij ook ten opzichte van de trochleariskern te moeten doen. Het microscopisch onderzoek van de cerebella onzer paraflocculusratten laat dezelfde conclusie toe.

III. Verbindingen met den nucleusbducens.

BÁRÁNY (1914) kwam tot de conclusie dat zich vezels zouden bevinden tusschen den nucleus VI en den „flocculus”. Ook LÖWY (1916) meende tot het bestaan van zulk een verbinding te kunnen besluiten.

BROUWER en COENEN (1921) waren daarentegen niet in staat in de MARCHI coupes van de door hen geopereerde konijnen een zwarte korreling in den nucleusbducens vast te stellen.

KUZUME (1926) verkreeg hetzelfde resultaat als LÖWY.

Het eigen onderzoek leerde ons dat zich geen MARCHI-degeneratie bevond tusschen den paraflocculus en den nucleus VI.

De uitkomsten van de proefnemingen van BÁRÁNY en LÖWY kunnen voor ons niet als een bewijs gelden. Boven gingen wij hier reeds op in. KUZUME onderscheidde evenmin den flocculus van den paraflocculus. Ook BROUWER en COENEN deden dit niet. Het niet aanwezig zijn van eenige degeneratie in den nucleus VI is hier evenwel veelzeggend, temeer waar het een MARCHIkleuring betreft welke, zooals bekend, uiterst gevoelig is.

Wij zijn dus van meening dat er geen efferente verbinding be-

staat tusschen de abducenskern en den paraflocculus. Deze conclusie komt overeen met die omtrent de verhouding van den betreffenden lobus ten opzichte van de andere oogspierkernen.

C. J. HERRICK (1917) wijst er op, dat de indeeling van HIS — het onderscheiden van derivaten van basaalplaat en vleugelplaat in het embryonale ruggemerg — ook door te voeren is in het mesencephalon. Hier vinden wij o.m. de oculomotoriuskern welke afgeleid is van de basaalplaat, en derhalve een analoge matrix heeft als de voorhoornzellen. Beiden zijn volkomen op één lijn te stellen.

Straks zal blijken dat de paraflocculus zeker geen vezels in het ruggemerg naar de voorhoornzellen zendt. Dit laatste maakt dus ook de verbinding met de oogspierkernen onwaarschijnlijk.

Dit wordt onzes inziens geaccentueerd door het feit dat gedurende haar phylogenetische ontwikkeling de abducenskern verschuift in de richting van den nucleus DEITERS (ARIËNS KAPPERS, 1910). Verder zijn er verbindingen beschreven van de VI kern met den nucleus vestibularis superior en met de oliva superior, terwijl tenslotte een relatie met den flocculus vermeld wordt. Wij zien dus dat de nucleus IV geheel en al behoort tot het vestibularis-systeem. Het is onwaarschijnlijk dat de paraflocculus met dit systeem verbonden is — zie boven — en ook hiermede *wordt een vezelverbinding tusschen abducenskern en paraflocculus zeer twijfelachtig*.

IV. Verbindingen met den nucleus nervi trigemini.

INGVAR (1923) vermeldt dat de paraflocculus bij den mensch, vergeleken bij die van de lagere dieren, zeer veel in omvang is afgenomen. Hij schrijft dit toe aan de hier verminderde functie van den n. trigeminus.

Bij de viervoeters dient deze zenuw n.l. voor de verdediging, het grijpen met den bek enz., functies welke bij den mensch nagenoeg geheel verloren zijn gegaan.

Zeer zeker is de n. V hier dus in beteekenis teruggedaan, zooals ook daaruit blijkt dat er bij vele neuroanatomen nog steeds twijfel bestaat of de frontale sens. V kern een cerebellaire verbinding heeft of niet. In elk geval is deze minder duidelijk dan bij de lagere dieren. Of deze verminderde beteekenis echter tot uiting komt in

den omvang van den paraflocculus meenen wij ernstig te moeten betwijfelen, aangezien onze opvatting is dat deze lob in het menschelijk cerebellum vertegenwoordigd wordt door den lobus biventer en tonsil, m.a.w. een aanzienlijke grootte heeft.

DART (1923) heeft aangetoond dat bij de Zeuglodonten — waar de n. V zeer belangrijk is — de paraflocculus relatief nog sterker ontwikkeld is dan die bij Ornithorrhynchus, het vogelbekdier. ABBIE (1934) is nu van meening dat de paraflocculus bij dit dier grooter is dan bij Echidna, alwaar het betreffende cerebellumdeel ook reeds heel evident is. In hetgeen DART mededeelt ziet ABBIE een bevestiging zijner hypothese dat er n.l. een samenhang zou zijn tusschen de ontwikkelingsgraad van den paraflocculus en die van den n. trigeminus.

LARSELL (1937) kon bij de vleermuis, welk dier een groote paraflocculus heeft, een belangrijke n. V, en compacte vezelbundels, de meening van ABBIE echter niet bevestigen.

Onzes inziens is de paraflocculus bij de Cetaceeën lang niet zoo groot als men algemeen aanneemt (zie hoofdstuk III), zoodat hiermede de redenatie van DART en ABBIE vervalst.

Een paralleliteit tusschen de ontwikkeling dezer lob en die van de vijfde hersenzenuw is niet aanwezig.

Ook op andere gronden meenen wij dat de eindiging van n. V vezels in den paraflocculus onwaarschijnlijk is. Dit mag uit het volgende blijken:

1. De eindiging van secundaire trigeminusvezels in het cerebellum bij de lagere dieren staat vast. Reeds het gedeeltelijk proprioceptieve karakter van deze zenuw maakt dit waarschijnlijk (ALLEN, 1919, ARIËNS KAPPERS, 1921). HERRICK (1924) komt tot de conclusie dat bij Amblystoma sensorische n.V vezels doordringen in de aurikels. Ook bij de staartlooze anuren is dit het geval ¹⁾.

Bij de kolibrie zag CRAIGIE (1928) een duidelijken vezelbundel welke zich vanuit de dorsale sensorische V kern naar het cerebellum begaf. Omtrent de eindiging dezer vezelen laat hij zich niet uit. Reeds eerder — in 1913 — had BIONDI bij het kuiken dezen bundel beschreven. Zij geleidt maxillo-mandibulaire prikkels.

Nu is het bekend dat de voorste deelen der kleine hersenen in relatie staan

¹⁾ Men houde in het oog dat de aurikel bij deze dieren het homologon is van den flocculus en dus met den paraflocculus niets te maken heeft.

met de meer orale gedeelten van het lichaam. Zeer waarschijnlijk eindigen de door BIONDI en CRAIGIE beschreven bundels dus in den lobus anterior, van welke lob het immers zeker is dat zij in relatie staat met de musculatuur van den kop. Verder weten wij van dezen lobus dat zij proprioceptieve prikkels ontvangt (men vergelijkte hiertoe de bekende schemata van INGVAR van de eindiging van de deze prikkels geleidende banen). De vogels hebben geen cerebellaire hemisferen en zijn dus niet in het bezit van een paraflocculus (welke van de hemisfeer afkomstig is). De vondst van BIONDI en CRAIGIE pleit er dus niet voor dat de secundaire V vezels in den paraflocculus hun eindstation zouden hebben.

WOODBURNE (1936) vermeldt een verbinding van den afdalenden n.V wortel met het cerebellum. Deze verbinding is aanwezig vanaf de cyclostomen tot en met de zoogdieren. Bij dezen bundel voegen zich — te beginnen bij de hogere amphibieën — vezels welke den z.g. tractus trigemino-cerebellaris vormen. Omtrent de eindiging dezer bij de vogels belangrijke verbinding — ook bij het konijn is zij duidelijk aan te toonen — laat WOODBURNE zich niet uit. MARION HINES (1929) zag bij het vogelbekdier dezelfde vezels als WOODBURNE. Zij waren te vervolgen tot in het mediaanvlak der kleine hersenen. De eindiging der vezelen was niet nauwkeurig vast te stellen. Wel wordt vermeld dat deze zich in het rostrale merg bevindt. Gezien het feit nu dat de bundel reeds bij de amphibieën aanwezig is, achten wij een eindiging in den neocerebellairen paraflocculus onwaarschijnlijk. Dit geldt ook voor de vezels van den afdalenden trigeminuswortel.

WALLENBERG (1904) bij de vogels, WEINBERG (1928) bij het konijn, de rat en de muis, konden eenige mesencephale n.V vezelen tot in de kleine hersenen vervolgen. WALLENBERG zag ze eindigen in de nabijheid van de nuclei tecti cerebelli. WEINBERG vermeldt hun eindpunt niet. Nu geleiden de mesencephale n.V vezels proprioceptieve prikkels uit de kauwspieren (WILLEMS, 1911, ALLEN, 1919). Dit nu maakt de eindiging der vezelen ook bij de zoogdieren in den vermis waarschijnlijk daar 1e proprioceptieve prikkels o.a. aangevoerd worden door de tractus spinocerebellares welke voor verreweg het belangrijkste deel hun eindpunt in den worm hebben, en daar 2e LARSELL (1935) beschrijft dat spinocerebellaire vezels en primaire en secundaire n.V vezels in het primitieve corpus cerebelli eindigen. Zooals bekend, wordt dit corpus cerebelli later in den vermis opgenomen en maakt dus bij de zoogdieren hiervan een deel uit.

Resumeerende laat zich nu het volgende vaststellen:

Proprioceptieve V vezels zijn phylogenetisch oud. Gezien het karakter van de door deze vezels geleide prikkels is hun eindiging in de paleo-cerebellaire deelen van den vermis waarschijnlijk. Mesencephale trigeminusvezels eindigen in het voorste deel van den vermis. Een verbinding met den paraflocculus is nooit aangetoond.

V. Verbindingen met andere hersenzenuwen.

Thans rest ons nog de relatie van den paraflocculus met de nn. VII, IX, X, XI en XII te beschouwen. Hierover kunnen wij kort zijn. Gelijk straks zal blijken, dalen geen vezelen uit de betreffende cerebellumlob in het ruggemerg en medulla oblongata af. Hieruit volgt dat een afdalende directe verbinding met bovenge-noemde kernen niet aanwezig is ¹⁾. Het preciese eindpunt der cerebellopetale vezels der sensorische IX en X kernen (KRAUSE, 1930) is echter niet bekend.

C. Verbindingen met het ruggemerg en medulla oblongata.

I. Verbinding met den tractus spinocerebellaris dorsalis (FLECHSIG).

INGVAR (1918) kon enkele vezels van dezen bundel tot in den paraflocculus vervolgen. Dit resultaat stemt niet overeen met dat van het werk van HORSLEY en MACNALT (1909) en met dat door BECK (1927) verricht. Deze onderzoekers stelden n.l. de eindpunten van den betreffenden tractus vast in de uvula (weinig vezels), de pyramis (veel vezelen) en in het tuber (enkele vezelen). Daarnaast zag BECK dat een sporadische vezel in den lobus paramedianus eindigde.

ANDERSON ('43) deed een desbetreffend onderzoek bij de rat: vezels van den tractus spino-cerebellaris dorsalis eindigen o.m. in de pyramis. Eenige vezelen hebben hun eindpunt in de uvula en in de mediale gedeelten van den lobus paramedianus. In den paraflocculus zou geen enkele vezel eindigen ²⁾.

Uit het door ons verrichte macroscopisch onderzoek der kleine hersenen van carnivoren en ungulaten bleek dat de paraflocculus in verbinding staat zoowel met uvula als met pyramis. Bovendien constateerden wij dat de groei van de beenen van den parafloc-

¹⁾ Hetzelfde geldt ook voor de kernen der nn. III, IV, V en VI. Het feit dat wij op de mogelijkheid van het bestaan eener verbinding met deze kernen dieper ingingen berust echter op de gegevens welke de literatuur ons in deze biedt.

²⁾ BRODAL en JANSEN (Anat. Anz. 91, no. 12/13, S. 177—208, 1941) zagen bij den mensch — preparaat van het ruggemerg na chordotomie — dat vezelen van den tractus spino-cerebellaris dorsalis o.m. hun eindpunt hebben in de pyramis, in de uvula en in den nodulus.

culus naar deze sublobuli toe gericht is. Dit gebeurt dus onder invloed van impulsen welke de lob vanuit den vermis toestroomen. Nu komen hiervoor mogelijk de prikkels via de baan van FLECHSIG in aanmerking welke — zooals boven vermeld is — de uvula in geringe en de pyramis in grooten getale bereiken ¹⁾).

Bij de behandeling van de embryonale ontwikkeling gaven wij als onze meening weer dat de sulcus welke den vermis van de hemisfeer begrenst een *secundaire* is ontstaan dus doordat de hemisfeer sneller gegroeid is dan de worm. Wanneer dit juist is, komt het ons geenszins onwaarschijnlijk voor, dat, indien zich een enkele spinocerebellaire vezel wat meer lateraalwaarts heeft ontwikkeld, zij zich bijgevolg kan laten vervolgen tot in den lobus paramedianus, zooals BECK en ANDERSON, of tot in den paraflocculus, zooals INGVAR heeft kunnen vaststellen ²⁾).

Het is dus niet uitgesloten te achten dat de paraflocculus — en meer het dorsale been dezer formatie — prikkels uit den bundel van FLECHSIG ontvangt, de mogelijkheid komt ons echter voor, zeer gering te zijn.

II. Verbindingen met den tractus spino-cerebellaris ventralis (GOWERS).

In de literatuur zijn hieromtrent geen gegevens te vinden, ons kwam althans niets daarvan onder oogen. Vezelen hiervan in den paraflocculus zijn nooit beschreven. De eindpunten — voor zooverre bekend — bevinden zich alle in den vermis anterior, met welk deel der kleine hersenen de paraflocculus geen directe verbinding heeft ³⁾).

¹⁾ Het is niet onmogelijk dat zich hieruit de sterkere ontwikkeling van het dorsale been — hetwelk met de pyramis is verbonden — vergeleken met die van het ventrale been — in relatie met de uvula — zou laten verklaren.

²⁾ Het is hier van belang er op te wijzen dat de lobus paramedianus met de pyramis in verbinding staat gelijk dit met den paraflocculus dorsalis het geval is.

³⁾ Later ontvingen wij de publicatie van ANDERSON ('43) die bij de rat geen eindpunten van den betreffenden tractus in den paraflocculus kon vaststellen. Wel zijn door hem eenige gedegenereerde vezelen o.m. in de pyramis gevonden.

III. Efferente verbindingen met ruggemerg en medulla oblongata.

In 1909 vermeldde PROBST dat vanuit de cerebellaire schors geen vezels in het ruggemerg afdalen. Reeds eerder had MUSKENS (1905) hetzelfde resultaat verkregen: bij konijnen waarbij de „flocculus” — dit is het lobje dat zich bij deze dieren in een holte van het os petrosum bevindt, dus eigenlijk: de paraflocculus — was weggenomen kon geen MARCHI degeneratie in het ruggemerg waargenomen worden.

In 1907 onderzocht LANGELAAN de hersenen en het ruggemerg van een kat waarbij een zeer gebrekkig ontwikkeld cerebellum werd gevonden. In het ruggemerg kon als eenige afwijking een atrophie van den tractus spino-cerebellaris dorsalis en — mogelijk — van den tractus rubrospinalis en spino-cerebellaris ventralis vastgesteld worden.

COBB (1928) onderzocht het zenuwstelsel van een kat wier gedrag een aandoening der kleine hersenen deed vermoeden. Bij de sectie bleek inderdaad dit orgaan te klein te zijn in alle afmetingen, terwijl de lobulatie eenvoudiger was dan normaal ¹⁾. Het ruggemerg nu van dit dier vertoonde geen afwijkingen. Hetzelfde werd waargenomen door BROUWER (1934) bij een kat met een olivo-pons-to-cerebellaire hypoplasie. Dit zijn dus argumenten ten gunste van de waarneming van MUSKENS en LANGELAAN, daar, indien er vezels vanuit de kleine-hersenhemisfeer zouden afdalen in het ruggemerg, dit laatste allicht veranderingen zou hebben vertoond.

In de MARCHIcoupes onzer paraflocculusratten en -konijnen zagen ook wij geen degeneratie in het ruggemerg ²⁾. Evenmin kon zwarte korreling in de medulla oblongata gevonden worden. Hiermede bevestigen wij hetgeen in 1921 BROUWER en COENEN hieromtrent reeds vermeldde. Ook HOHMAN (1921) heeft zich in gelijken zin uitgelaten.

Onze conclusie is, dat vanuit den paraflocculus geen vezels in het verlengde merg of de medulla spinalis afdalen.

¹⁾ Een nader onderzoek van het cerebellum moest nog geschieden.

²⁾ Dit mag er voor pleiten dat de tractus cerebello-spinalis inderdaad in den nu. tecti ontstaat en niet in den nu. dentatus of cerebellaire schors zooals men ook wel gemeend heeft.

IV. Verbindingen met de olijven.

KOOF (1918) is van meening dat de Cetaceeën in het bezit zijn van een groote mediale bijolijf, terwijl tevens de paraflocculus bij deze dieren zeer groot zou zijn. Hieruit zou volgen — aldus KOOF — dat de paraflocculus zich op de oliva med. acc. zou projecteren. BROUWER en COENEN (1919) bevestigen deze opinie van KOOF, zoo ook WILSON (1930).

Wij gelooven echter dat de paraflocculus van de Cetaceeën lang niet de grootte heeft, die men er gewoonlijk in navolging van BOLK (1906) aan toekent. De basale helft der kleine hersenen wordt n.l. niet alleen door den flocculus en paraflocculus, doch ook voor een belangrijk deel door den lobus paramedianus ingenomen, zoodat de paraflocculus slechts een ondergeschikte plaats inneemt. In hoofdstuk III zetten wij een en ander uiteen. De parallel welke men vermoedt tusschen de ontwikkeling van het ons belang inboezemende deel der kleine hersenen en die van de mediale bijolijf heeft geen recht van bestaan.

In de literatuur vinden wij de volgende experimenten, ondernomen met het doel een eventueele afferente verbinding van den paraflocculus met de olijven vast te stellen:

DOW (1936) kwetste bij de rat den paraflocculus. Hij zag geen retrograde degeneratie in de gekruiste oliva inferior. Toch wil hij op grond hiervan een afferente verbinding niet uitsluiten, daar eventueel veranderde cellen, indien deze verspreid zijn, gemakkelijk aan de aandacht zouden kunnen ontsnappen. Hetzelfde resultaat verkregen VAN BOGAERT en DALLEMAGNE (1943) bij hun onderzoek van de hersenen van een met „aérosols” vergiftigden makaak.

BRODAL (1940) daarentegen vermeldt wel de waarneming van chromatolyse in de heterolaterale oliva inf. na laesie van den paraflocculus. MUSKENS verrichtte in 1934 dezelfde operatie bij het konijn en zag in de MARCHICoupes van het centrale zenuwstelsel een zeer fijne ontarding in de gekruiste olijf.

De studie van het cerebellum en ruggemerg van dieren met een atrophie of hypoplasie der kleine hersenen heeft ons in deze iets te leeren. JELGERSMA onderzocht in 1927 de hersenen van drie katten waarbij in het cerebellum een schorsatrophie gevonden werd. De olijven waren intact. Indien deze formaties nu prikkels uit de cortex cerebelli zouden ontvangen, dan zou te verwachten zijn dat

er teekenen van degeneratie in te bespeuren zouden zijn. Dit nu kon JELGERSMA niet constateeren. Wij willen hierbij opmerken dat in deze gevallen slechts de korrelaag geatrophieerd was. Eventueel cerebello-olivaire vezelen zouden hun oorsprong in de cellen van PURKINJE kunnen hebben. Het werk van LANGELAAN (1907) — welke auteur vezels vanuit deze cellen kon vervolgen tot in de medulla spinalis — en de publicatie van het ziektegeval van BROUWER en COENEN (1921) doet ons in deze richting denken. Wij meenen dit evenwel te moeten betwijfelen.

Hetzelfde geldt voor de — waarschijnlijke — mogelijkheid van het ontstaan van cerebello-olivaire vezelen in de kernen der kleine hersenen. SCHAFFER ('14) evenwel spreekt weer ten gunste van het bestaan eener cerebello-olivaire baan.

Andere onderzoekers (CORNWAL '29, BROUWER '34, '35, FINLEY '35, VAN BOGAERT en DALLEMAGNE '43) konden vaststellen dat de hoofdolijven van de door hen onderzochte dieren hypoplastisch en atrophisch waren. Daarbij bestond er tevens een aandoening van elk der lagen van de schors der kleine hersenen.

Volgens VAN BOGAERT is dit een retrograde verandering. Boven- genoemde werkers kregen dus een geheel ander resultaat dan JELGERSMA. Wij hechten aan de meening van de eersten de meeste waarde. Dit gronden wij op het feit dat, zooals bekend, verreweg het grootste deel der vezelen welke zich tusschen kleine hersenen en oliva inferior bevinden, cerebellopetaal zijn. Het is vooralsnog twijfelachtig of er cerebello-fugale vezels zijn — verschillenden hebben hun stem ten gunste van zulk een verbinding verheven — doch, indien dit het geval is, zal het aantal der vezels gering zijn. (Men zie voor een kort overzicht van dit probleem b.v. MARECHAL, 1934). Het bovenaangehaalde werk van BRODAL is hiermede in overeenstemming. Tenslotte zagen wij in de olijven van de door ons geopereerde dieren geen MARCHIdegeneratie.

De paraflocculus is neocerebellair. Hij maakt deel uit van de hemisfeer der kleine hersenen. Ook de hoofdolijf is phylogenetisch jong — de orale pool uitgezonderd, (BROUWER) — terwijl zich tenslotte vele vezelen bevinden tusschen deze formatie en de schors van de gekruiste cerebellaire hemisfeer, langs welke vezelen hoofdzakelijk olivofugale impulsen geleid worden.

Het een en ander maakt het zeer waarschijnlijk dat de parafloc-

culus eenige dezer prikkels ontvangt ¹⁾). Het probleem omtrent het voorkomen van cerebello-olivaire vezels verdient een nader onderzoek.

V. Verbindingen met de kernen van GOLL en BURDACH.

Hierover is niets met zekerheid bekend. MARBURG (1923) laat zich in positieven zin uit: Vezels zouden zich begeven naar de schors van de lobi laterales. MUSSEN (1927) valt hem hierin bij, hij beschrijft dat vezelen zich uit de achterstrengkernen begeven naar de homo- en heterolaterale cerebellaire hemisfeer. Deze mededeeling van MUSSEN stemt niet overeen met die van VAN GEHUCHTEN (1903) welke werker weliswaar na laesie van de achterstrengkernen degeneratie waarnam in het gelijkzijdige corpus restiforme, doch liever nog geen conclusie wil trekken, daar, behalve de nuclei GOLL en BURDACH, ook de aangrenzende grijze stof beschadigd was. BRODAL (1941) geeft een literatuuroverzicht van het probleem waaruit blijkt, dat er vele stemmen zijn welke zich verheffen voor het bestaan eener verbinding, terwijl even zoovelen deze opvatting bestrijden. Ook in de oudere literatuur — men zie b.v. MARBURG (1923) en VAN GEHUCHTEN (1903) — komt dit sterk naar voren.

De onderzoekingen van de hersenen van dieren met atrophia cerebelli toonen onzes inziens aan dat er geen relatie bestaat tusschen de achterstrengkernen en de kleine hersenen gelijk uit het volgende mag blijken.

BROUWER (1934) en FINLEY (1935) beschreven een geval waarin de geheele schors der kleine hersenen was aangedaan. De nucleatus was iets bleeker gekleurd dan normaliter het geval is. Het corpus restiforme vertoonde geen afwijking. Dit laatste nu pleit tegen het voorkomen eener vezelverbinding der achterstrengkernen met het cerebellum, daar vermeld wordt door anderen, dat de betreffende vezels door den onderste kleine-hersenarm zouden verlopen. Hiermede komt de waarneming van MOLLARET, ROBIN en

¹⁾ BROUWER en COENEN (1921) geven aan dat de tonsil een rijk projectie areaal is voor olivofugale vezels. — Nu zagen wij in hoofdstuk I dat de tonsil (tezamen met den lobus biventer) het homologon is van den paraflocculus. De vondst van BROUWER en COENEN is dus een steun voor onze meening dat deze laatste cerebellumlob olivaire prikkels ontvangt.

BERTRAND (1930, 1933) overeen. Het zenuwstelsel van den door hen onderzochten hond vertoonde n.l. onder meer aangetaste achterstrengen en een symetrische degeneratie van de kernen van GOLL en BURDACH. In het cerebellum was de schors atrophisch en de tandkern slecht gemyeliniseerd. Het corpus restiforme bleek evenwel normaal te zijn.

JELGERSMA vermeldt dat bij de door hem onderzochte katten de achterstrengkernen normaal waren. Daarnaast bestond er een atrophie van den geheelen cortex cerebelli. De tandkern vertoonde geen bijzonderheden.

Tenslotte pleit ook de publicatie van KRAUSE (1929) ten nadeele van een cerebellaire verbinding. Het door hem onderzochte cerebellum vertoonde n.l. een hypoplasie voornamelijk van het phylogenetisch jonge deel — in de schors van de hemisfeer bevonden zich b.v. veel minder cellen dan in die van den vermis — terwijl de achterstrengkernen behoudens eenige versmalling geen bijzonderheden vertoonden. Indien prikkels zich vanuit deze kernen naar de kleine hersenen zouden begeven dan konden wij een degeneratie van de nuclei gracilis en cuneatus verwachten. Dit nu was niet het geval.

De hier beschreven gevallen maken het niet waarschijnlijk dat de nuclei gracilis en cuneatus verbindingen met de kleine hersenen hebben ¹⁾.

Hiertegenover staan de gegevens ons door LANGELAAN en door VAN BOGAERT en DALLEMAGNE verstrekt.

Eerstgenoemde auteur (1907) beschrijft dat bij zijn kat — welk dier een sterk aangetaste cerebellaire schors vertoonde — een reductie van den nucleus GOLL bestond. De kern van BURDACH was daarentegen normaal. Verder bleek dat de nucleus gracilis in verhouding veel minder was aangedaan dan de streng van dien naam. Hieruit trekt LANGELAAN de conclusie dat het grootste deel der vezels dezer streng zich direct naar de kleine hersenen begeeft. Een analoge waarneming deden VAN BOGAERT en DALLEMAGNE: zij zagen bij hun aap een laesie van de geheele schors — vooral in het laterale deel der kleine hersenen — hetgeen gepaard ging met

¹⁾ Bij de katten van JELGERSMA zou men theoretisch aan een eindiging der vezelen in den nucleus dentatus kunnen denken. Voor zoover bekend eindigen echter alle prikkels toevoerende vezels in de schors der kleine hersenen.

een atrophie van den nucleus gracilis. De nucleus cuneatus was normaal. Dit zou dus pleiten ten gunste van een verbinding met het cerebellum, ware het niet dat het corpus restiforme geen bijzonderheden vertoonde. Deze gegevens lijken ons echter niet zeer betrouwbaar.

Tenslotte zij de beschrijving van RUSSELL (1895) vermeld. De schorslagen van het cerebellum van zijn kat waren in hun onderlinge verhouding niet veranderd, ook de cellen van PURKINJE waren normaal van uiterlijk en ook hun rangschikking vertoonde geen afwijkingen. De strengen van GOLL en BURDACH waren links gebrekkig, hetzelfde gold voor de gelijknamige kernen. Het rechter corpus restiforme was zeer veel kleiner dan het linker. Men zou hieruit kunnen besluiten tot het bestaan eener verbinding dezer nuclei met het cerebellum.

Wanneer wij thans het een en ander overzien dan blijkt dat wij ook nu niets vaststaands kunnen zeggen over een directe relatie van de achterstrengkernen met de kleine hersenen. Een nader onderzoek is ten eerste gewenscht.

Het voorkomen van vezels tusschen den *nu. cuneatus externus* (kern van MONAKOW) en het cerebellum moet thans nader beschouwd worden. YOSHIDA (1924) kon bij het konijn vaststellen dat vezels uit deze kern in den „Oberwurm“ eindigen. Ook BRODAL (1941) ¹⁾ heeft hierover experimenteel werk verricht.

Hij kwetste op verschillende plaatsen de schors der kleine hersenen en ging vervolgens de celveranderingen in de betreffende kern na. Het bleek nu dat de vezelen uit dezen nucleus alle in den vermis eindigen, met name in de sublobuli 3 en 4 van den lobus anterior, in de uvula en, in geringere mate, in de pyramis. Na laesies van den lobus ansoparamedianus traden geen retrograde veranderingen in de kern op. Of dit evenmin het geval was na beschadiging van den paraflocculus (bij het konijn), was niet gemakkelijk uit te maken. De mogelijkheid echter, dat deze lob enkele vezels ontvangt, wil BRODAL niet geheel ter zijde stellen. Bij de kat was evenwel met zekerheid te constateeren dat de paraflocculus niet met den nucleus MONAKOW verbonden is ²⁾.

¹⁾ Men vindt hier ook de betreffende literatuur.

²⁾ BRODAL legt er den nadruk op — gelijk reeds anderen voor hem deden — dat de eindiging der vezels uit den nucleus cuneatus externus geheel en al met

Resumeerend kunnen wij dus zeggen dat de paraflocculus zeer waarschijnlijk niet in verbinding staat met den nucleus cuneatus externus.

D. Verbinding met den pons.

Er bestaat een algemeene eenstemmigheid over het feit dat het brachium pontis voornamelijk is samengesteld uit ponto-cerebellaire vezels welke zich voor het grootste deel naar de gekruiste hemisfeer der kleine hersenen begeven. Uit de omvangrijke literatuur hierover halen wij slechts het werk van BIEMOND (1931), ARIËNS KAPPERS, HUBER en CROSBY (1936) en tenslotte dat van BRODAL (1940) aan. Het is dus waarschijnlijk dat de paraflocculus — welke deel uitmaakt van de hemisfeer — prikkels uit den pons ontvangt. Meer in het bijzonder wordt de lob vermeld door KARPLUS en SPITZER (1907) welke auteurs laesies aanbrachten aan de hersenbasis van den makaak en vervolgens den paraflocculus ventralis gedegeneerd vonden.

WILSON (1933) gewaagt eveneens van een afferente verbinding van de formatie met den pons, terwijl DOW (1936), ondanks het niet kunnen waarnemen van eenige retrograde ontaarding in den pons na paraflocculuslaesie, een afferente verbinding niet uit wil sluiten, daar zeer goed eenige verspreide gedegeneerde cellen aan de aandacht ontsnapt zouden kunnen zijn. Tenslotte vinden wij een mededeeling van SINNIGE (1938) uit welke blijkt dat deze werker zag hoe zich ponsvezels naar den paraflocculus begaven. Bestaat er dus over het voorkomen van vezelen welke de impulsen van uit den pons naar den paraflocculus geleiden voldoende zekerheid, anders is dit gesteld met de vraag over het al dan niet bestaan van efferente vezels naar den pons vanuit de betreffende cerebellumlob. In de literatuur zijn hieromtrent geen gegevens te vinden, ons kwam althans niets daarvan onder oogen.

Bij de reeds eerder genoemde jonge katten van JELGERSMA was geen degeneratie der brugkernen te bespeuren, wel waren zij echter

die uit de tractus spino-cerebellares op één lijn te stellen zijn. Hieruit zou men kunnen concluderen dat de paraflocculus — in welken zeer waarschijnlijk geen prikkels uit de kern van MONAKOW aankomen — evenmin impulsen uit deze banen ontvangt. Men vergelijke eveneens hetgeen SINNIGE ('38) hierover in zijn proefschrift vermeldt.

geatrophieerd ¹⁾). Deze waarneming wijst er dus op dat er geen prikkels vanuit de cortex cerebelli komen, doch dat wel het omgekeerde plaats vindt. Hetzelfde is af te leiden uit de onderzoeken van LANGELAAN (1907).

In de MARCHI-preparaten van onze geopereerde ratten was in beide ponsarmen degeneratie waar te nemen. Deze was evenwel zeer zeker niet alleen veroorzaakt door de aangebrachte laesie. Verder konden wij geen verschil vaststellen tusschen linker en rechter brachium pontis.

Concludeerend kunnen wij zeggen dat de paraflocculus zeker prikkels vanuit den pons ontvangt; dat het al dan niet voorkomen van efferente vezelen uit den paraflocculus naar laatsgenoemde formatie een nader onderzoek vereischt, doch dat dit voorkomen ons voorloopig onwaarschijnlijk voorkomt.

E. Verbindingen via het brachium conjunctivum anterius.

I. Verbindingen met den nucleus' ruber en thalamus.

Zooals bekend, wordt het brachium conjunctivum anterius samengesteld uit vezelbundels welke voornamelijk hun oorsprong hebben in de nuclei dentati. Deze vezelbundels begeven zich naar het voorste deel van den gekruisten nucleus ventralis thalami, naar de hetero-laterale roode kern ²⁾, en naar het corpus subthalamicum (RANSON, 1932). Daar de paraflocculus zich op de tandkern projecteert bevinden zich in de uit den hilus dezer kern ontspringende vezelen dus eenige welke prikkels, in principe afkomstig uit de schors van de betreffende kleine-hersenslob, naar bovengenoemde meer rostraal gelegen formaties geleiden.

Een probleem, ten nauwste verwant met de vraag naar het voorkomen van verbindingen van den paraflocculus met nucleus ruber en thalamus, is dit: Bestaan er vezelen welke, zonder in eenige kern der kleine hersenen onderbroken te zijn, zich rechtstreeks begeven vanuit de cerebellaire schors naar het brachium conjunctivum?

Deze vraag willen wij eerst trachten te beantwoorden.

¹⁾ Zooals bekend, zijn bij jonge dieren beide vormen van celveranderingen duidelijk van elkaar te onderscheiden.

²⁾ Volgens sommigen geven de zich naar den thalamus begevende vezels slechts collateralen af aan den nucleus ruber. Een afzonderlijke verbinding met deze kern zou niet bestaan.

II. Over het voorkomen van directe schorsvezels in het brachium conjunctivum.

Een uitgebreid overzicht van deze kwestie vindt men in het artikel van V. GEHUCHTEN (1906). Hieruit blijkt dat er geen eenstemmigheid heerscht over het al dan niet bestaan van directe schorsvezelen in den bovensten kleine-hersenarm. Na het verschijnen der publicatie van bovengenoemden Belgischen auteur, vermeldt LÖWY (1916) de waarneming van degeneratie in het brachium conjunctivum nadat hij uitsluitend de schors — en niet een der kernen — van het cerebellum beschadigd had. HORSLEY en CLARKE (1905) echter zijn weer van meening dat alle vezelen in het brachium conjunctivum hun oorsprong hebben in een of meer kernen van het cerebellum.

Van de talrijke onderzoekers willen wij nog eenige noemen. MUSKENS (1905) zag slechts dan ontaarding in het brachium conjunctivum van het konijn wanneer, behalve de paraflocculus, ook het deel van den nucleus dentatus dat zich in den steel van deze kleine hersenlob bevindt, gelaedeerd werd. Bij den eekhoorn strekt de tandkern zich niet zoover lateraalwaarts uit, de paraflocculus bevat hier slechts schorsweefsel. Wanneer deze lob nu bij dit dier weggenomen werd, kon geen degeneratie in het brachium conjunctivum vastgesteld worden. Deze waarnemingen pleiten dus sterk tegen het voorkomen van directe schorsvezels in den bovensten kleine-hersenarm.

BROUWER en COENEN (1921) constateerden slechts dan degeneratie in laatstgenoemden vezelbundel wanneer zoowel de nucleus dentatus als de schors van den paraflocculus beschadigd was. Dit resultaat stemt dus met dat van MUSKENS overeen.

De waarneming van LARSELL (1923) welke auteur bij den kikker vezels zag, die hun oorsprong hebbend in de cellen van PURKINJE, zich rechtstreeks in het brachium conjunctivum begaven, sluit goed aan bij die van LÖWY. Hetzelfde geldt voor de mededeeling van WESTON (1936), die bij amphibiën het voorkomen van axonen der PURKINJE-cellen in den tractus cerebello-rubralis waarnam.

Mogelijk kunnen ons de gegevens, de kleine-hersenatrophiëën bij dieren betreffende, iets leeren. Duidelijkheidshalve hebben wij die in onderstaande vorm gerangschikt:

Auteur	Brachium conjunctivum anterior	Nucleus dentatus	Purkinje cellen	Nucleus ruber	
BROUWER (1934)	normaal	te bleek	afwezig	normaal	1
BROUWER en FINLEY (1935)	iets te klein	te bleek	geen normale cel te vinden.	normaal	2
MOLLARET, RO- BIN, BERTRAND ('30, '33)	?	slecht ge- myeliniseerd	atrophisch, ge- degenereerd	normaal	3
LANGELAAN (1907)	normaal	intact	soms gedegene- reerd, onregel- matige plaat- sing	normaal	4
V. BOGAERT c.s. (1943)	normaal	gelaedeerd, gliose	aangetast	normaal	5
CORNWALL (1929)	te klein	lacunair	atrophisch misvormd	normaal	6
JELGERSMA (1917)	normaal	niet atro- phisch	gedegeneerd atrophisch	normaal	7
RUSSELL (1895)	Rechts bij- na afwezig	Rechts bijna afwezig	normaal	?	8
DOW (1940)	te klein	Rechts iets atrophisch	nagenoeg af- wezig	te klein, vooral links	9

Het eerste geval van BROUWER (1) en de gevallen 4 en 5 pleiten tegen het voorkomen van directe schorsvezels. Immers: het brachium conjunctivum is hier normaal, terwijl de schors door het afbrekende proces is aangedaan. Geval 8 leert ons dat vele vezelen vanuit den nucleus dentatus zich in den bovensten kleinen-hersenarm begeven. In dit verband komt het ons vreemd voor dat v. BOGAERT c.s. een normaal brachium vonden, terwijl zij de tandkern zeer sterk veranderd zagen. Typisch is verder dat RUSSELL een sterk veranderde tandkern zag, hetgeen gepaard ging met een normale schors. Tenslotte kunnen de gevallen 2, 6 en 9 pleiten voor het bestaan van directe schorsvezels.

Wij zien ook hier dus verschillende feiten welke soms met elkaar in tegenspraak zijn. Eenige gevallen — boven genoemd — pleiten echter tegen het voorkomen van directe schorsvezels.

Onze MARCHICoupes vertoonden het volgende: Bij geen onzer proefdieren was de tandkern beschadigd. Er was nu degeneratie waar te nemen welke zich naar den nucleus dentatus begaf en niet verder te vervolgen was. Daarnaast zagen wij echter een enkele gedegenereerde vezel welke wel te vervolgen was en wel naar rostraal. De ontaarding nu bleek zich voort te zetten in het brachium conjunctivum. Tenslotte namen wij zwarte korreling waar in den heterolateralen nucleus ruber en ventralen thalamus. Deze waarneming komt dus overeen met die van LÖWY. Hetzelfde bleek bij het konijn te constateeren te zijn: ondanks een in tact zijnde tandkern waren vezels — zij het dan ook in een gering aantal — in den bovensten kleine-hersenarm te bespeuren.

Wanneer wij thans resumeeren dan is het volgende te zeggen: De paraflocculus staat in verbinding met den nucleus ruber en den thalamus. Deze verbinding is voor het grootste deel indirect d.w.z. dat de vezels onderbroken worden in den nucleus dentatus.

Het is nog niet zeker of er een directe verbinding bestaat, de gegevens in de literatuur spreken elkaar nog teveel tegen om het probleem als opgelost te beschouwen. Persoonlijk zijn wij echter van het voorkomen van een directe vezelverbinding — welke dus niet in den nucleus dentatus onderbroken wordt — van de schors van den paraflocculus met roode kern en thalamus overtuigd ¹⁾.

¹⁾ Bij de vischen is waar te nemen dat zich vezels vanuit de schors der kleine hersenen in het homologon van het brachium conjunctivum begeven. — Nu

*F. Verbindingen door den tr. cerebello-motorius tegmenti*¹⁾).

VAN GEUCHTEN (1906) kon gedegenerende vezels aantonen in het brachium conjunctivum descendens, en wel na laesie van den paraflculus, den nucleus dentatus en de aangrenzende witte stof.

Het beschouwen onzer Marchicoupes kon ons echter niet overtuigen van het aanwezig zijn van gedegenerende vezelen in dezen bundel.

Zooals bekend, staat de bundel o.a. in connectie met de motorische V kern en met den nucleus VII. Boven ontvouwden wij reeds waarom wij een verbinding van deze kernen met den paraflculus onwaarschijnlijk achten, *zoodat wij meenen dat een verbinding, welke onder meer door het brachium conjunctivum descendens bewerkstelligd zou kunnen worden, niet voorkomt.*

G. Intracerebellaire verbindingen.

I. Projectie op den nucleus dentatus.

Er bestaat geen twijfel dat de schors van den paraflculus met den nucleus dentatus is verbonden. Uitgezonderd CLARKE en HORSLEY (1905) is men het hierover algemeen eens. Het werk van de genoemde Engelsche onderzoekers achten wij echter op eenige punten aanvechtbaar. Hierop komen wij beneden terug.

De vraag rijst thans op welk deel der tandkern zich de paraflculus projecteert. LÖWY (1916) zag bij het konijn gedegenerende vezelen zich begeven naar dat deel der formatie dat zich in den paraflculussteel bevindt. Dit is het ventro-laterale deel. Hetzelfde resultaat verkreeg HOHMAN (1929) bij de kat. Ook DOW (1936) en JANSEN en BRODAL (1940—1942) zijn deze meening toegedaan. Wij zelf kunnen dit slechts bevestigen.

Tenslotte zij vermeld dat KUZUME (1926) na exstirpatie van den „floculus” NISSL-ontaarding zag in den nucleus dentatus. Dit nu komt ons waarschijnlijk voor, daar bekend is, dat de kernen der kleine hersenen steeds prikkels uit de schors ontvangen en niet in een efferente verbinding staan met den cortex cerebelli.

zijn hier nog geen kernen in het cerebellum. Doch wel wijst het hier vermelde er op dat de schors mogelijk de potentie heeft tot het zenden van directe vezels in den bovensten kleine-hersenarm.

¹⁾ Sive brachium conjunctivum descendens (v. GEUCHTEN).

De paraflocculus zendt prikkels naar de tandkern en wel naar het ventro-laterale deel hiervan.

II. Verbindingen met den nucleus interpositus.

Bij de begrenzing dezer kern houden wij ons aan de indeeling der cerebellaire kernen zooals JANSEN en BRODAL (1942) deze bezigden.

DOW (1936) stelde bij de rat de projectie van den paraflocculus op den nucleus interpositus vast, en wel op dat deel dat continu was met de tandkern en dus onmiddellijk hieraan grensde. JANSEN en BRODAL (1940) echter konden het resultaat van DOW niet bevestigen. Noch bij de kat, noch bij het konijn zagen zij degeneratie in de betreffende kern na laesie van den paraflocculus. Volgens deze auteurs berust het verschil in uitslag met het werk van den eerstgenoemden onderzoeker waarschijnlijk op het feit dat zij de grens van den nucleus interpositus meer mediaal dachten dan DOW dit deed. Deze veronderstelling kan mogelijk juist zijn, zeker is zij allerm minst, daar de publicatie van DOW niet toelaat een conclusie te trekken omtrent de grens tusschen beide cerebellaire kernen.

Bij het eigen onderzoek bleek, dat wij in onze MARCHI-coupees geen ontaarding in den nucleus interpositus konden vaststellen.

Reeds bij de vogels zijn in het cerebellum verschillende kern-groepen te vinden ¹⁾.

Wij willen hieromtrent slechts vermelden dat men deze kernen gehomologiseerd heeft met de nuclei tecti en interpositus en met het paleocerebellaire deel van den nucleus dentatus. Gedurende de phylogenetische ontwikkeling nu zien wij dat de tandkern zich steeds verder lateraalwaarts uitbreidt, tevens echter, dat ook de nucleus interpositus in grootte toeneemt om zijn sterksten omvang te krijgen bij den mensch alwaar hij te verdeelen is in de nuclei globosus en emboliformis, van welke kernen de eerste nauw met den nucleus fastigii samenhangt, terwijl de laatste meer met den nucleus dentatus verwantschap vertoont. Het een en ander is het gevolg van neurobiotactische invloeden welke de kernen van uit de schors der kleine hersenen toestroomen en welke een groei dezer kernen in een

¹⁾ Voor een uitgebreid overzicht raadplege men het handboek van ARIËNS KAPPERS, HUBER en CROSBY.

bepaalde richting — n.l. in die vanuit welke de impulsen arriveeren — bewerkstelligen ¹⁾).

Bij het lagere zoogdier — de rat b.v. — heeft zich deze differentiatie van den nucleus interpositus nog niet voorgedaan (in tegenstelling tot den nucleus dentatus). Wanneer de paraflocculus zich hier nu èn op de tandkern èn op den betreffenden nucleus zou projecteeren dan kan dít slechts het gevolg zijn van twee dingen n.l. dat óf dit deel der kern phylogenetisch jong is — immers: ook de paraflocculus is jong — óf dat de lob mogelijk uit een jong en een ouder deel bestaat.

Wanneer wij den nucleus interpositus van vogel en lager zoogdier vergelijken, dan valt op, dat gene practisch niet verschilt met dezen. Een verdere ontwikkeling heeft zich nog niet voorgedaan, van een verdere differentiatie is nog niets te bespeuren. Dit wil dus zeggen dat de paleocerebellaire kern bij de rat eigenlijk nog geheel en al als zoodanig aanwezig is ²⁾. Vanuit dit oogpunt bezien komt een projectie van den paraflocculus op den nucleus interpositus bij de rat ons onwaarschijnlijk voor ³⁾).

Wat de tweede veronderstelling betreft: hierover willen wij het volgende zeggen. De paraflocculus bestaat uit een dorsaal en een ventraal been welke lateraalwaarts in elkaar overgaan. Gedurende de phylogenese nu is waar te nemen — men vergelijke hoofdstuk I — dat de beenen zich naar mediaan gaan ontwikkelen: een lamelengroei doet zich voor en wel van het dorsale been naar de pyramis en van den paraflocculus ventralis naar de uvula. Dit beteekent dus dat de mediale deelen der beenen van den betreffenden lobus gedeelten bevatten welke zeer jong zijn. De zich meer lateraal bevindende deelen bevatten oudere componenten.

Bij de rat heeft zich deze groei nog niet voorgedaan, het ver-

¹⁾ Dit is een argument ten gunste van de opvatting dat de paraflocculus zich op het ventro-laterale deel der tandkern projecteert. Bij het konijn zien wij n.l. dat dit deel zich tot in den paraflocculussteel ontwikkeld heeft.

²⁾ Dit komt overeen met het feit dat de cerebellaire hemisferen bij dit dier een geringe ontwikkeling vertoonen.

³⁾ Hiermede is niet gezegd dat een projectie van de betreffende lob op deze kern of op de derivaten hiervan bij de hoogere dieren niet voorkomt. Dit laatste achten wij in het geheel niet onmogelijk, gezien de sterke ontwikkeling van den nucleus interpositus bij de hoogere dieren, welke ontwikkeling parallel gaat met die van de (neo) cerebellaire schors.

schijnsel is het eerst bij de lagere apen op te merken. In onze MARCHI-preparaten was echter slechts in het ventro-laterale deel van de tandkern degeneratie vast te stellen, met andere woorden: het phylogenetisch oudere deel van de lob projecteert zich reeds op een phylogenetisch jong kerndeel. Ook vanuit dit oogpunt gezien komt ons een projectie op den nucleus interpositus bij de rat onwaarschijnlijk voor.

Resumeerend willen wij dus zeggen dat — bij de rat — de paraflocculus geen efferente verbindingen met den nucleus interpositus bezit. Bij het hogere dier echter, alwaar zich de betreffende kern verder heeft ontwikkeld, komt een projectie ons niet onmogelijk voor. Dit dient echter nader onderzocht te worden.

III. Projectie op den nucleus fastigii sive nu. tecti cerebelli.

De eerste mededeeling komt van CLARKE en HORSLEY ('05). Deze werkers zagen na laesie van het cerebellum — in welke laesie mede de paraflocculus begrepen was — MARCHI-degeneratie in den homolateralen nucleus tecti. Deze ontaarding varieerde vanaf enkele fijne tot veel fijne en grove vezels. De auteurs concludeerden dat de paraflocculus in een efferente verbinding staat met de dakkern.

Aan den uitslag van dit onderzoek meenen wij sterk te moeten twijfelen. Immers de schrijvers zagen na kwetsing van de crura bij een hunner proefdieren — kat 5 — geen degeneratie in den nucleus dentatus, terwijl het zeker is dat deze kern prikkels uit de schors der crura ontvangt. Ook is het boven alle twijfel verheven dat de paraflocculus in een efferente verbinding staat met den nucleus dentatus. CLARKE en HORSLEY namen echter na laesie van deze lob geen ontaarding in den nucleus dentatus waar.

Mogelijk is een fout in de methodiek de oorzaak van deze onvolkomen waarneming. Wij vragen ons dus af, of, wanneer de schrijvers vermelden eenige degeneratie in de kern geconsateerd te hebben, hieraan wel de waarde van, tengevolge van de laesie, gedegene-reerde vezels toegekend mag worden. Hierbij dient verder opgemerkt te worden dat in drie van de vier gevallen waar de para-flocculus gekwetst was, eveneens andere deelen der kleine here-nen beschadigd waren: de flocculus, de uvula en de nodulus, deelen

dus waarvan wij weten dat zij in verbinding staan met de nuclei fastigii.

Wij beschouwen het werk van CLARKE en HORSLEY dus met groote reserve voor zooverre het betreft de projectie van den para-flocculus op de kernen van het cerebellum.

BROUWER en COENEN ('21) zagen MARCHI-degeneratie in den nucleus tecti na laesie van den „flocculus”. Aangezien de auteurs echter geen onderscheid maakten tusschen het lobje van dien naam en den para-flocculus, bewijzen zij hiermede niet dat laatstgenoemde lob zich op de dakkern projecteert, daar de flocculus in een nauw verband staat met deze kern. Er wordt niet aangegeven in hoeverre de flocculus mede gekwetst is geworden. — KUZUME ('21) vermeldt de waarneming van ontaarding volgens NISSL in den nucleus tecti eveneens na wegname van den „flocculus”. Behalve het feit dat retrograde degeneratie ons in dit verband onwaarschijnlijk voorkomt, vinden wij dit resultaat van KUZUME niet bewijzend. Hier geldt hetzelfde bezwaar als bij het werk van BROUWER en COENEN.

DOW ('36) ontkent het bestaan van vezels tusschen den nucleus tecti en para-flocculus. Wij zijn dezelfde meening toegedaan. In geen der MARCHI-prepaten onzer para-flocculus-ratten zagen wij een zwarte korreling in de betreffende kernen.

De para-flocculus staat onzes inziens niet met de dakkern in verbinding.

IV. Verbindingen met den flocculus.

JANSEN ('33) zag na beschadiging van den para-flocculus bij het konijn gedegenereerde vezels in den flocculus. Wij verkregen hetzelfde resultaat als deze auteur (bij rat en konijn). Dat zich dus prikkels begeven vanuit den para-flocculus naar den paleocerebellairen flocculus is verder in overeenstemming met de meening van RIESE ('25). DOW ('36) daarentegen is een andere meening toegedaan, hij kon de proeven van JANSEN niet bevestigen.

DOW kwetste bij de rat eveneens den flocculus en vermeldt de waarneming van ontaarde vezelen welke zich naar den para-flocculus begaven. Een nader onderzoek is hier echter gewenscht, daar het werk slechts bij één rat gedaan werd.

In 1938 verscheen een publicatie van de hand van BROUWER en

BIEMOND, eenige bijzonderheden vermeldende over het cerebellum van een pasgeboren makaak. Bij het beschouwen dezer coupes bleek ook ons dat het paleocerebellum goed gemyeliniseerd was in tegenstelling tot het neocerebellum, alwaar de vezels nog niet van een mergscheede waren voorzien. Het bleek nu dat vanuit den flocculus zich gemyeliniseerde vezels begaven naar het phylogenetisch jonge deel der kleine hersenen, en wel in het bijzonder naar dat deel dat onzes inziens de paraflocculus is ¹⁾. Dit laatste mag mogelijk niet juist zijn, zeker is evenwel dat de flocculus dus in een efferente verbinding staat met het neocerebellum.

Samenvattend kunnen wij zeggen dat de paraflocculus waarschijnlijk prikkels ontvangt vanuit den flocculus en dat hij aan den anderen kant ook impulsen naar de laatstgenoemde lob zendt.

V. Verbindingen met den lobus paramedianus.

SAITO vermeldde in 1922 dat de lobus ansoparamedianus ²⁾ vezels zendt naar den „lobus petrosus” (paraflocculus). Aangaande deze waarneming merkt JANSEN op, dat slechts bij één dier de laesie strikt beperkt was tot den lobus paramedianus. Bij dit dier werd echter niet gewaagd van het aanwezig zijn van eenige degeneratie in den paraflocculus. — In experiment No. 18 evenwel vond SAITO na beschadiging van den lobus paramedianus ontaarding in het pars dorsalis paraflocculi. Het is dus mogelijk dat beide lobben met elkaar in verbinding staan. Wij moeten evenwel niet uit het oog verliezen dat mogelijk de reeds macroscopisch zichtbare verbinding tusschen het dorsale been en de pyramis gelaedeerd geworden is, daar bekend is, dat deze verbinding zich onmiddellijk ventraal van het caudale einde van den lobus paramedianus bevindt.

JANSEN ('33) stelt zich tegenover SAITO: hij nam, na kwetsing van den lobus paramedianus, geen degeneratie in den paraflocculus waar.

¹⁾ Wij konden Prof. BROUWER er niet van overtuigen dat de betreffende lob werkelijk de paraflocculus was. Wel kwam het hem waarschijnlijk voor — ten gunste van onze opvatting pleit b.v. het uiterlijk van de lob en het behooren tot het neocerebellum — doch een direct bewijs was niet te leveren daar degeneratiepreparaten van deze soort aap niet aanwezig waren.

²⁾ Hieronder verstaan wij de lob welke de lobi paramedianus en ansatus tezamen vormen.

KUZUME ('26) kwetste bij het konijn den „flocculus” en zag na eenigen tijd MARCHidegeneratie in den lobus paramedianus. De door KUZUME geconstateerde ontaarding kan veroorzaakt zijn door laesie van het paraflocculaire deel van den „flocculus”, zeker is dit echter niet. Persoonlijk kunnen wij het resultaat van dezen auteur volkomen bevestigen (waarneming bij het konijn).

Resumeerend laat zich zeggen dat de paraflocculus implusen zendt naar den lobus paramedianus. Of hij prikkels uit deze lob ontvangt is nog niet zeker.

VI. Verbindingen met den lobus ansatus.

Hierover kunnen wij kort zijn. JANSEN ('33) ontkent het bestaan van eenige verbinding van den paraflocculus met den lobus ansatus. DOW ('36) is dezelfde meening toegedaan. KUZUME ('26) zag daarentegen na wegname van paraflocculus (en flocculus?) wel degeneratie in de rest der hemisferen.

In de MARCHipreparaten van het konijn konden wij zwarte korreling vaststellen in de betreffende lob.

Het is onzes inziens dus zeker dat prikkels vanuit den paraflocculus in den lobus ansatus aankomen. Of het omgekeerde ook het geval is, moet nader onderzocht worden.

Eenige opmerkingen aangaande de paragrafen V en VI mogen thans volgen. Dat wij zoowel bij den lobus paramedianus als bij den lobus ansatus tot dezelfde conclusie kwamen: beide lobben staan in een afferente verbinding met den paraflocculus, behoeft ons niet te verwonderen aangezien wij weten dat de beide eerstgenoemde lobben op één lijn te stellen zijn. Beide lobben hebben oorspronkelijk een grooten lobus gevormd en zijn tenslotte slechts secundair van elkaar gescheiden. Wij zijn nog steeds gewoon ze onder een naam: lobus ansoparamedianus samen te vatten, een naam welke hier volkomen op zijn plaats is.

Aan den anderen kant echter is ook de paraflocculus van de hemisferen afkomstig. Oorspronkelijk vormen de drie lobi een geheel om tenslotte secundair — door een *secundaire* groeve — van elkaar gescheiden te worden. Vanuit dit oogpunt gezien komt het ons eigenaardig voor dat de paraflocculus nu uitsluitend prikkels naar de andere lobi zou sturen zonder hiervandaan ook weer impul-

sen te ontvangen. Immers: de drie lobi vormden oorspronkelijk één geheel en blijven dit doen, ondanks de later opgetreden groeven, welke slechts van ondergeschikt belang zijn.

Of de paraflocculus prikkels ontvangt uit den lobus ansoparamechanus, moet, wij zeiden het boven reeds, nader onderzocht worden. Persoonlijk is onze meening echter dat dit wel het geval is.

VII. Verbindingen met den vermis.

BROUWER en COENEN ('21) vermelden de waarneming van eenige gedegenereerde vezels welke verliepen van het middelste en dorsale deel van den vermis. KUZUME ('26) zag ontaarding in de uvula na laesie van den paraflocculus en — vermoedelijk — van den flocculus. Nu heeft laatstgenoemde lob een verbinding met den nodulus en niet met de uvula. Hieruit zou dus besloten kunnen worden dat de paraflocculus vezels naar de uvula zendt. DOW ('36) kon vanuit het gekwetste mediale gedeelte van den paraflocculus van de rat vezels vervolgen tot in de pyramis en de uvula. Het werk van JANSEN ('33) is hiermede niet in overeenstemming. Deze auteur komt namelijk tot de conclusie dat er geen verbindingen van den betreffenden lobus met den vermis bestaan. Volgens DOW vindt dit zijn oorzaak in het feit dat de beschadiging zich niet ver genoeg mediaanwaarts uitstrekte.

SAITO ('22) constateerde degeneratie in den paraflocculus na kwetsing van dat deel van den vermis „dat zich het meest caudaal bevond en van boven te bereiken was”.

Bij het konijn zagen wij een verbinding van den paraflocculus ventralis met de uvula. Ditzelfde was ook bij de kat waar te nemen en daarnaast een vezelbundel tusschen het dorsale been en de pyramis. Dit stemt overeen met het macroscopische onderzoek van de cerebella van carnivoren en ungulaten. In hoofdstuk I hebben wij dit nader besproken. Ook kwamen wij daar tot de conclusie, dat de beenen van den paraflocculus een groeitendentie vertoonen in de richting van den vermis. Dit gebeurt onder neurobiotactische invloeden, dat wil dus zeggen: onder invloed van prikkels welke de lob vanuit den vermis toestroomen. Vanuit dit standpunt gezien moet de paraflocculus zeker in een afferente verbinding staan met

den worm ¹⁾). Hiermede in overeenstemming is het feit dat wij in de MARCHIpreparaten onzer paraflocculusdieren geen degeneratie konden waarnemen in den vermis.

Wij zien dus dat er op dit gebied geen eenstemmigheid bestaat.

Met zekerheid is slechts de afferente verbinding van den paraflocculus met pyramis en uvula te vermelden. Of er een efferente verbinding bestaat is twijfelachtig, dit dient nader onderzocht te worden.

Thans willen wij met enkele woorden het bovenstaande overzien.

De paraflocculus ontvangt vezels vanuit den pons en mogelijk eenige vezels vanuit den tractus spino-cerebellaris dorsalis.

De lob ontvangt prikkels uit de contra-laterale oliva inferior en zendt vezels naar den gelijkzijdigen nucleus dentatus en — bij den mensch althans — naar den homolateralen nucleus emboliformis. Deze kernen zenden de ontvangen prikkels naar den gekruisten nucleus ruber en het voorste deel van de ventrale thalamuskern en het corpus subthalamicum. Daarnaast echter is de paraflocculus ook door directe vezels — dit zijn vezelen die in geen der cerebellaire kernen onderbroken worden — met deze formaties verbonden.

Behalve in de extracerebellaire systemen is de paraflocculus ook in het intracerebellaire associatieapparaat geschakeld. Als zoodanig ontvangt hij mogelijk prikkels uit den flocculus en uit den lobus ansoparamedianus en eveneens impulsen uit de uvula en pyramis. De lob staat in een efferente verbinding met den flocculus en lobus ansoparamedianus.

Eenige verbindingen moeten nader onderzocht worden. Dit zijn: het voorkomen van cerebello-olivaire vezels, de relaties met de

¹⁾ Hiermede in overeenstemming is het werk van LAURETTA BENDER ('22) die, na laesie van tuber en pyramis, degeneratie in den lobus paramedianus zag. Uit hoofdstuk I blijkt, dat de verhouding dezer drie onderdeelen der kleine hersenen analoog is aan die van paraflocculus, pyramis, en uvula. Verder vermeldt de schrijfster dat degeneratie volgens MARCHI optrad in den „flocculus” na kwetsing van nodulus, uvula, en lingula. Nu staat de flocculus met den nodulus in verbinding, terwijl de lingula met deze beide onderdeelen van het cerebellum nauw verwant is. (INGVAR '18). Mogelijk volgt hieruit dus dat zich vezels vanuit de uvula naar den paraflocculus — welke miss BENDER blijkens de tekst met den flocculus samenvat — begeven.

nuclei GOLL, BURDACH en cuneatus externus, de projectie op den nucleus interpositus bij het hogere zoogdier, de afferente verbinding met den flocculus en vermis en tenslotte de afferente verbinding met den lobus ansoparamedianus.

In hoofdstuk VII komen wij op de hierboven vermelde resultaten terug.

HOOFDSTUK VI.

De physiologie van den paraflocculus.

In dit hoofdstuk zullen wij de verschijnselen beschrijven welke zich voordoen bij de rat na exstirpatie van den paraflocculus.

Uitgangspunt voor dit werk was oorspronkelijk de conceptie van BOLK aangaande de functie der lob. Zooals bekend nam deze auteur een verband aan tusschen den paraflocculus en de rompmusculatuur en meer in het bijzonder een relatie tusschen den lobulus petrosus ¹⁾ en de spieren van den staart. Hij fundeerde dit voornamelijk op zijn meening dat de Cetaceëen — bij welke dieren immers de romp- en staartmusculatuur een groote rol speelt bij de voortbeweging in het water — een paraflocculus hebben welke bijna de helft van het cerebellum inneemt. Het anatomisch onderzoek leerde ons echter — zie hoofdstuk III — dat de walvisch een paraflocculus heeft welke niet zoo bijzonder groot is. Verder bestaat er geen vast verband tusschen de grootte van den staart en den omvang van den lobulus petrosus. Ook bij de rat blijkt dit ten duidelijkste; ondanks het feit dat dit dier een goed ontwikkelde staart heeft, met de mogelijkheid om deze in alle richtingen te bewegen zijn wij niet in staat geweest om ook maar het geringste spoor van een lobulus petrosus te vinden. De veronderstelling van BOLK is dus hoogstwaarschijnlijk onjuist.

Zonder twijfel is de staart o.m. in den vermis gelocaliseerd. Hierop wijst reeds het voorkomen van dit lichaamsdeel bij sommige amphibieën, welke dieren in het bezit zijn van een cerebellum dat slechts bestaat uit den lobus anterior (vermale gedeelte) en den lobus flocculo-nodularis (LARSELL en DOW). Een ander argument ten gunste van hetgeen wij zoojuist schreven kan men vinden in de functie van den staart, bij bovengenoemde dieren een belangrijk hulpmiddel bij het bewaren van het evenwicht en bij de voortbeweging (salamander!). Dit wordt nader geaccentueerd door de hodologie van den lobus flocculo-nodularis. Deze lob bezit namelijk uitgebreide verbindingen met het vestibulair apparaat. Wij willen echter daarnaast een projectie van den staart op het neocerebellum niet uitsluiten. Onzes inziens moet de musculatuur van den staart met die van

¹⁾ De lobulus petrosus is een klein aanhangsel van — meestal — den paraflocculus dorsalis.

den romp op een lijn gesteld worden, anatomische en phylogenetische factoren pleiten hiervoor. In het hoofdstuk, handelende over de kleine hersenen der Ceta-
ceeën, zijn wij hierop nader ingegaan, terwijl wij herinneren aan het feit dat wij gemeend hebben aan te kunnen toonen dat bij deze dieren de romp (en dus de staart?) geprojecteerd worden op de cerebellaire hemisfeer.

De vraag werpt zich nu op welke dan nu wel de functie van den paraflocculus kan zijn. De inzichten der diverse acteurs loopen hierover tamelijk uit elkaar. Alvorens echter over te gaan tot de bespreking van de door hen bereikte resultaten willen wij eerst nog enkele aanvullende opmerkingen maken over de nomenclatuur.

Als aanvulling op datgene wat in de inleiding van dit proefschrift hierover is geschreven, willen wij nog het volgende opmerken.

Zooals bekend, introduceerde BOLK de naam *Formatio vermicularis* en hij vatte hieronder samen den paraflocculus en den flocculus. Nu is in de eerste plaats deze benaming niet zeer gelukkig gekozen, aangezien verwarring met het woord vermis zeer wel mogelijk is. Verder blijkt uit de gegevens welke de vergelijkende anatomie, de embryologie en de hodologie ons verstrekken, dat de paraflocculus en flocculus twee lobben zijn welke geheel en al los van elkaar beschouwd moeten worden. Sinds LARSELL op dit feit gewezen heeft, is hieromtrent geen twijfel mogelijk. Op grond van dit alles achten wij deze nomenclatuur van BOLK onjuist en daarom beter niet te gebruiken.

Bij het konijn wordt de paraflocculus zeer vaak: lobulus petrosus genoemd. De ligging is hieraan niet vreemd. De lobulus bevindt zich namelijk in een holte van het os petrosum. Toen BOLK het woord lobulus petrosus invoerde, bedoelde hij hiermee echter een lobje dat aan het ventrale been van den paraflocculus — somtijds ook aan het dorsale been — te onderscheiden is. Bij het konijn evenwel, en dit geldt ook voor tal van andere rodentiërs (zooals b.v. de rat), ligt de paraflocculus als zoodanig in bovengenoemde holte. Het is dus niet juist om hier van lobulus petrosus te spreken.

Soms wordt het ons hier belang inboezemende deel van het cerebellum flocculus genoemd. Uit hetgeen wij boven aanstipten volgt, dat dit gebruik onjuist is, en daarnaast in hooge mate verwarrend.

Hetzelfde geldt voor den naam lobus flocculi. Oorspronkelijk immers werd hiermee aangeduid flocculus en paraflocculus tezamen.

Hetgeen wij opmerkten aan de hand van het woord *formatio vermicularis*, geldt dus ook hier.

Op grond van ons vergelijkend anatomisch onderzoek zouden wij er het meest voor voelen, den *paraflocculus pars tonsillaris* te noemen gelijk BOLK heeft gedaan. Aangezien echter de benaming *paraflocculus* algemeen gebruikt wordt, willen wij dit ook hier doen.

Literatuuroverzicht.

Het werk van anderen kunnen wij in twee groepen verdeelen, n.l. in prikkelproeven — hetzij electrisch of mechanisch — en in extirpatieproeven. Wij beginnen met de beschouwing der eerste groep.

ROTHMAN ('10) prikkelde de „*formatio vermicularis*” — blijkens de door hem gegeven figuur de *paraflocculus* — bij den hond aan één zijde. Wanneer de elektroden geplaatst waren op het mediale deel van den *paraflocculus dorsalis*, zag hij bij het doorgaan van den stroom een beweging van beide voorpooten naar die zijde. Soms reageerde evenwel slechts de homolaterale voorpoot. Eenzijdige prikkeling van het voorste deel van de *formatio* veroorzaakte een opwaarts gaan van de teenen van den voorpoot aan die zijde.

Het eerst vermelde resultaat beschouwt ROTHMAN als het gevolg van prikkeling van den *nucleus dentatus*. Wat de tweede waarneming betreft — de beweging der teenen — is de schrijver geneigd dit toe te schrijven aan een schorseffect. Hij fundeert dit mede op het feit dat sterkere prikkeling een bepaalde reactie van den voorpoot gaf in aansluiting aan de teenbeweging. Deze laatste conclusie schijnt ons echter niet geheel en al gerechtvaardigd, aangezien het ontstaan van slipstroomen zeer wel mogelijk kan zijn geweest. Ook hetgeen de auteur verder vermeldt, n.l. dat de reacties van den voorpoot niet constant waren, wijst in deze richting.

BÁRÁNY ('14) prikkelde het orgaantje dat hij „*flocculus*” noemt. Blijkens de text echter was de *paraflocculus* het onderwerp zijner belangstelling ¹⁾. Het appliceren van electrischen stroom aan de

1) BÁRÁNY rekent als tot den „*flocculus*” behoorend, behalve het lobje, dat zich in de holte van het os petrosum bevindt, een ander dat hier buiten te vinden is, als het ware op den pons ligt. Zonder twijfel is met dit laatste lobje de *flocculus* bedoeld. De verdere interpretatie van hetgeen de auteur mededeelde wordt hiermede moeilijk. Het is b.v. niet uit te maken of hij, wanneer

schors en het merg veroorzaakte in beide gevallen dezelfde oogbewegingen. Na exstirpatie van de schors en den steel van den paraflocculus — op het resultaat waarvan wij straks terugkomen — prikkelde BĀRĀNY vervolgens de stomp. Hij kon waarnemen dat de oogen een beweging uitvoerden welke nagenoeg gelijk was aan die welke optrad gedurende prikkeling van de schors. De auteur komt tenslotte tot de conclusie dat de paraflocculus in verbinding staat met de kernen van de nn. III en IV (beiderzijds) en met den homolateralen nucleus VI.

Nu is onzes inziens de prikkeling van het cerebellum door middel van den elektrischen stroom een procédé, waarvan de resultaten met eenige reserve beschouwd moeten worden. Want in de eerste plaats zijn elektrische prikkels niet physiologisch, en in de tweede plaats weet men niet in hoeverre zich eventueele slipstroomen uitbreiden. Weliswaar betoogt BĀRĀNY dat de mogelijkheid van het ontstaan van deze slipstroomen gering was, door er op te wijzen, dat soms bij prikkeling van een punt, gelegen onmiddellijk mediaan van een ander waarvan prikkeling resultaat had, niets bijzonders vastgesteld kon worden. Het plaatsen van de elektroden echter in een punt, ongeveer 1 mm. verder gelegen, veroorzaakte bij het doorgaan van den stroom weer oogbewegingen. Dit alles pleit dus tegen het ontstaan van slipstroomen. Wij willen echter opmerken, dat wij niets weten van het gedrag van een elektrischen stroom in een zoo samengesteld weefsel als het centrale zenuwstelsel, zoodat ons standpunt is dat, zoolang er geen methode bestaat om aan te toonen, hoe en hoever zich slipstroomen uitbreiden, de uitkomsten van deze wijze van prikkelen dubieus geacht moeten worden. Tenslotte strekt zich bij het konijn — het door BĀRĀNY gebezigde proefdier — de nucleus dentatus tot in den paraflocculus uit. Zeer waarschijnlijk is dus bij de boven vermelde proevenreeks eveneens deze kern geprikkeld.

Alvorens verder te gaan met onze beschouwing van het werk van anderen, is het van belang om allereerst het verband tusschen de prikkeling van de kleine hersenen en de oogbewegingen nader te bezien. Ons doel is, na te gaan, in hoeverre deze oogbewegingen veroorzaakt zijn door eventueele slipstroomen

hij spreekt over de „Flockenstiel”, den steel van den paraflocculus of den steel van dit orgaantje tezamen met die van den flocculus bedoelt, daar beide stelen vlak naast elkaar loopen.

naar de betreffende motorische centra in den hersenstam. In het algemeen kan gezegd worden dat eenzijdige prikkeling — voorloopig bezien wij slechts het appliceren van electrischen stroom — een beweging der oogten naar die zijde ten gevolge heeft. In het kort vermelden wij thans de resultaten van eenige auteurs.

HITZIG ('74) verkreeg gedurende galvanische prikkeling — vooral wanneer de elektroden in de groeve tusschen vermis en hemisfeer geplaatst werden — oogdeviaties.

FERRIER ('76) constateerde bij den hond een afwijking der oogten naar rechts wanneer de rechter zijde van de pyramis geprikkeld werd. Het tegengestelde deed zich voor gedurende stimulatie van de linkerzijde dezer lob. Prikkeling van de declive veroorzaakte een oogbeweging naar die zijde waarop de elektroden geplaatst waren. Prikkeling lob. post. sup. (lob. simplex?): oogten naar boven, vergezeld van rotatie. Prikkeling flocculusstreek: rotatie, soms naar rechts, soms naar links. Stimulatie crus primum rechts: oogdeviatie naar dien kant. Prikkeling van den „flocculus” veroorzaakte een draaiing der oogten om een sagittale as.

PRUS ('01) deed ten opzichte van de pyramis dezelfde waarneming als FERRIER.

PROBST ('02) zag nystagmus bij prikkeling van het mediale deel van den vermis.

LOURIÉ ('08) kon vanuit den gyrus semilunaris sup. (crus primum) oogbewegingen veroorzaken.

ROTHMAN ('10) prikkelde het achterste deel van het cerebellum en zag bij kortdurend doorgaan van den stroom geen oogbewegingen. Wanneer de prikkeling langer duurde, zag hij nystagmus. Prikkeling van het achterste deel van den vermis sup.: beweging der oogten naar beneden. Dit geschiedde ook wanneer de stroom geapliceerd werd op het caudale gedeelte van den vermis (uvula). Asymmetrische prikkeling van gyrus semilunaris inf. (crus secundum) veroorzaakte een oogdeviatie naar die zijde.

GRATSCHER ('12) onderwierp een plaats (welke?) tusschen vermis en hemisfeer aan een onderzoek. Het resultaat was, dat een eventueel reeds bestaande nystagmus versterkt werd. Bestond er geen nystagmus, dan verkreeg hij een deviatie der oogten.

DUSSER DE BARENNE ('22) kon bij het konijn van geen enkele plaats van het cerebellaire oppervlak nystagmus opwekken.

MUSSEN ('27) daarentegen was in staat om vanuit elf plaatsen reacties der oogten teweeg te brengen, n.l. van den paraflocculus ventralis, van het dorsale deel van den paraflocculus, het dorsale en ventrale deel van den lobus paramedianus, van den lobulus S, het mediale deel van den lobulus simplex, het laterale deel van dezen lobus, het culmen, den lobulus centralis en tenslotte van de beide crura.

DOW ('35) prikkelde den paraflocculus, den lobus paramedianus en de zijdelingsche deelen van de pyramis. Hij kon oogbewegingen vaststellen welke inconstant van richting waren. Gedurende de prikkeling van de kernen der

kleine hersenen sloegen de oogbewegingen nooit om in hun tegegestelde gelijk BĀRĀNY had waargeomen. Evenmin kon DOW de meening van eerstgenoemden auteur bevestigen, dat er een specifieke relatie zou bestaan tusschen den paraflocculus en de oogbewegingen.

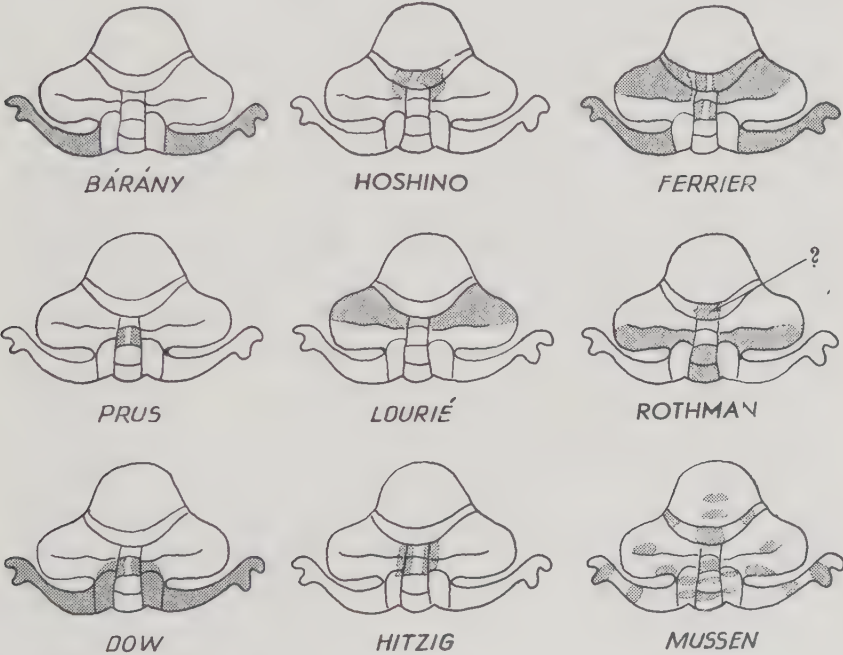
Bovenstaande opsomming is zonder twijfel onvolledig. Zij is echter voldoende voor ons doel. Nevenstaande figuren zijn de schemata, welke aangeven vanuit welke plaatsen de bovengenoemde auteurs oogbewegingen konden veroorzaken. Uit deze schemata blijkt, dat men van practisch het geheele oppervlak der kleine hersenen — den lobus anterior uitgezonderd¹⁾ — gedurende het prikkelen met electrischen stroom, oogbewegingen heeft kunnen veroorzaken. Nu is het wel zeer waarschijnlijk dat er in het cerebellum een localisatie van spiergroepen bestaat. Hieruit volgt dat de oogbewegingen hier hoogstwaarschijnlijk niet veroorzaakt zijn door bemiddeling van de schors, doch dat hier slipstroomen in het spel zijn welke afvloeien naar de kernen van het cerebellum en/of op andere wijze de kernen der betreffende hersenzenuwen bereiken. Tenslotte komt hier ook het brachium conjunctivum in aanmerking. (DUSSER DE BARENNE). Hierlangs zouden prikkels naar den nucleus III gaan. LOURIÉ heeft er op gewezen dat precies onder de plaatsen van het crus primum waar gedurende de prikkeling de oogbewegingen het meest evident waren, de n. trochlearis zich bevindt. Ook ROTHMAN is van meening dat de oogbewegingen veroorzaakt zijn door stroomlissen naar de nn. IV en VI. BÜRGI ('43) is eveneens deze gedachte toegedaan. Ook DOW gelooft aan het meedoen van extracerebellaire centra, en wel op grond van 1e de stroomsterkten waren te groot alvorens eenig resultaat gezien werd en 2e verschilden de oogbewegingen welke optraden gedurende prikkeling na verwijdering van het os occipitale, voordat de dura evenwel geopend was, niet van die welke verkregen werden door middel van stimulatie van de afzonderlijke lobi. Verder is het zeer wel mogelijk dat prikkels afvloeien naar de kernen der kleine hersenen. In dat geval echter zal een groot deel, zoo niet de geheele kern geprikkeld worden. De opgetreden reactie mogen wij dan dus niet toeschrijven aan een bepaald onderdeel der kleine-hersenschors. BOLK ('08) keert zich op andere gronden ook tegen de prikkeling van het cerebellum: „.....Maar het komt mij voor dat voor het tot stand komen van de regulatie van een bewegingsvorm, het een noodzakelijk vereischte is, dat de beweging zelve in gang is. Het foutieve in de beschouwing bij deze onderzoekers is, dat, terwijl men bewijst dat er geen beweging opgewekt kan worden, men besluit, dat er geen beweging geregeld kan worden.”

Wanneer wij thans het bovenstaande overzien, dan ligt de conclusie voor de hand, n.l. dat men hier zeer voorzichtig moet zijn met het waarde toekennen aan resultaten verkregen door prikkeling met electrischen stroom. Wij willen weliswaar niet ontkennen dat er mogelijk een verband bestaat tusschen de oogspierkernen en een bepaald gedeelte van de cerebellaire schors, doch de beant-

¹⁾ Mogelijk is de moeilijke benadering van den lobus anterior de oorzaak dezer uitzondering.

woording van de vraag naar het hoe van dit probleem moet niet langs den zoo juist besproken weg opgelost worden¹⁾).

Thans wenden wij ons tot de proeven waarbij het cerebellum mechanisch geprikkeld werd. Als eerste auteur noemen wij hier BÁRÁNY ('14). Evenals bij zijn eerste proevenreeks met het aanwenden van electrischen stroom verkreeg hij ook nu weer oogbewegingen bij prikkeling van den flocculus. DUSSER DE BARENNE



('22) zag hetzelfde gedurende prikkeling van den vermis posterior van het konijn. Bij de kat was hij echter niet in staat om, op analoge wijze handelend, eenig effect vast te stellen. Dit wil dus zeggen

¹⁾ Tenslotte zij het resultaat van het werk van MUSSEN ('27) vermeld. Deze werker prikkelde den paraflocculus op verschillende plaatsen en nam vele reacties waar. Blijkens zijn afbeeldingen zijn in bovengenoemd kleine-hersendeel vele functies gelocaliseerd. (staart, oogen, teenen, achter- en voorpooten, rug, lendenen, ooren en schouders). In verband met hetgeen wij boven schreven aangaande het onderzoek met electrischen stroom, meenen wij de resultaten van MUSSEN ernstig in twijfel te moeten trekken.

dat bij dit dier de cerebellaire schors niet voor mechanische prikkeling gevoelig is. Naar alle waarschijnlijkheid zal dit dus evenmin bij het konijn het geval zijn. De veronderstelling dringt zich nu op dat de auteur niet de schors, doch het merg geprikkeld heeft. Inderdaad ligt bij het betreffende proefdier het merg der kleine hersenen op sommige punten nagenoeg aan de oppervlakte en dit is ook het geval bij den vermis post., mediaal van den sulcus paramedianus. Mogelijk prikkelde DUSSER DE BARENNE dus het merg. — HOSHINO ('21) prikkelde bij het konijn de „ophthalmotropogene zone” eveneens mechanisch. De oogreacties waren gelijk aan die welke optraden tijdens de stimulatie met electrischen stroom. Bij herhaalde prikkeling bleef daarentegen eenig resultaat uit. Zonder twijfel spreekt dit voor het feit dat hier een diepe laesie heeft plaats gevonden. De werker laat zich ook in dezen zin uit. Zeer waarschijnlijk zal dit ook met de proeven van BÁRÁNY het geval zijn geweest. Dit klemte te meer, wanneer wij bedenken, dat de nucleus dentatus zich bij het konijn tot in den steel van den paraflocculus uitstrekt. Daar BÁRÁNY echter geen microscopische controle van zijn experimenten verricht heeft — ons kwam althans niets daarvan onder oogen — weten wij niet, in hoeverre deze kern geprikkeld (en dus gelaedeerd) is geworden. Verder weten wij evenmin, in hoeverre eventueel het vestibulair apparaat beschadigd werd. Gezien de topografie van dit laatste onderdeel van het centrale zenuwstelsel ten opzichte van den paraflocculus is deze mogelijkheid in het geheel niet uit te sluiten. Uit deze proeven mag dus niet besloten worden dat de betreffende kleine-hersenlob in relatie staat met de oogspierkernen.

Hier willen wij ons een oogenblik de proefnemingen van LÖWY ('16) herinneren, welke tot resultaat hadden, dat vastgesteld kon worden, dat, in de stijgende reeks der mammalia, de grootte van den „angulairen bundel” — welke de „formatio vermicularis” met den nucleus BECHTEREW verbindt — toeneemt. Verder is bovengenoemde formatie gereduceerd bij die dieren die slechts over een beperkte oogbeweging beschikken. LÖWY neemt tusschen het een en ander een verband aan. In hoofdstuk V hebben wij dit werk van LÖWY reeds vermeld en besproken. Onze conclusie was dat de „angulaire bundel” verloopt tusschen den flocculus en de betreffende vestibulariskern.

Tenslotte willen wij er op wijzen dat de paraflocculus geen vestibulaire vezelen ontvangt, noch met het n. VIII systeem in een directe verbinding staat. Ook op grond hiervan wordt een onmiddellijke relatie van deze lob met de oogspierkernen onwaarschijnlijk.

Thans willen wij de exstirpatieproeven beschouwen. Wanneer MUSKENS ('04) bij de kat de ventrale helft van den rechter „flocculus” verwijderde, traden rolbewegingen naar de gekwetste zijde op. Deze bewegingen waren veel meer uitgesproken, wanneer de geheele lob weggenomen werd. Soms trad tevens manegegang naar de andere zijde op. De rechter achterpoot vertoonde een verminderden tonus ten opzichte van de linker achterste extremiteit. Het dier had een wankelenden gang. Teneinde zooveel mogelijk een vallen naar rechts te voorkomen, was de rechter voorpoot geabduceerd. De kop was gedraaid naar de gelaedeerde zijde (rechter oor lager dan het linker) terwijl tevens de hals een buiging naar rechts vertoonde. De rechter pupil was kleiner dan de linker. Dit verschil bleef drie weken bestaan. Wanneer dan narcose gegeven werd, ontstond het tegenovergestelde verschijnsel. Soms deed zich nystagmus voor. De kat liep naar rechts en dreigde eveneens naar dien kant te vallen. Wanneer het dier geblinddoekt werd, deed een manegegang naar links zich voor. Dit laatste komt ons vreemd voor. Wij kunnen ons niet indenken dat bij een dier, hetwelk b.v. rolbewegingen naar links vertoont, een manegegang naar rechts zich voordoet.

Helaas geeft MUSKENS geen beschrijving van het microscopisch onderzoek van de hersenen zijner proefdieren. Wij weten dus niets omtrent eventueele nevenletsels, onzes inziens heeft de auteur echter het vestibularissysteem gekwetst (zie hoofdstuk VII).

BÁRÁNY ('14) zag gedurende de exstirpatie van de schors van den paraflocculus een beweging der oogen naar beneden en naar voren. Het wegnemen van den steel van dit kleine-hersendeel had tot gevolg dat de oogen naar boven gingen, hetgeen gepaard ging met een terugrollen. Verder geeft de auteur aan, dat de houding en de gang van het dier aan geen verandering onderhevig zijn geweest. Dit laatste maakt het onwaarschijnlijk, dat het vestibulair apparaat mede gelaedeerd geworden is. Wij missen echter de microscopische contrôle van BÁRÁNY's experimenten, zoodat wij helaas niet weten of de flocculus onbeschadigd is gebleven. Ook deze proefnemingen van BÁRÁNY moeten wij dus met eenige reserve beschouwen. Dat de schrijver geen veranderingen zag in den gang van het dier in tegenstelling tot TEN CATE (zie onder) behoeft ons niet te verwonderen. Het konijn immers heeft een geheel andere

wijze van voortbewegen dan b.v. de kat. Dit laatste dier heeft gedurende het gaan nagenoeg gestrekte pooten, terwijl het konijn zich in een hurkende houding bevindt, welke houding het ook gedurende het hippen niet verlaat. Eventuele afwijkingen van de musculatuur van de extremiteiten komen dus, wanneer zij niet zeer duidelijk zijn, niet goed tot hun recht.

ROTHMANN ('14) nam bij den hond de „*Formatio vermicularis*” in zijn geheel weg. Hij kon vaststellen: een buigen en draaien van den kop naar de gelaedeerde zijde, een zwakte van de rompmusculatuur, de extremiteiten bleven intact. Tenslotte kon een innervatiestoornis van het homolaterale oor geconstateerd worden.

Deze resultaten doen de vraag rijzen, hoe de schrijver de zwakte van de rompspieren heeft kunnen waarnemen. Verder vragen wij ons af, waarin zich de innervatiestoornis van het oor uitte. Tenslotte wordt niet de duur van de verschijnselen vermeld, noch of deze verschijnselen in duidelijkheid afnamen. Tenslotte missen wij het microscopisch onderzoek van de kleine hersenen der geopereerde honden, zoodat wij niets weten omtrent het al of niet aanwezig zijn van nevenlaesies.

Thans willen wij het werk van TEN CATE ('26) vermelden. Zijn rechtszijdig geopereerde katten vertoonden de volgende verschijnselen:

Kat 15. Rechter achterpoot meer geabduceerd dan die van links achter. Tonus van de rechter extremiteiten was verminderd ten opzichte van links. Gedurende het loopen viel het dier naar rechts. Dit was het gevolg van een plotseling doorbuigen van den gelijknamigen achterpoot. De staart vertoonde geen bijzonderheden. De kophouding was normaal. Microscopische contrôle van de laesie: De paraflocculus is gelaedeerd voor zooverre het het middelste en achterste gedeelte betreft, dit is ook het geval met eenige mergstralen in dit gebied. Van het laterale deel van het cerebellum zijn eenige mergstralen geraakt. De schors van den flocculus en eenige mergstralen dezer lob zijn gekwetst.

Kat 28 vertoonde dezelfde verschijnselen als de vorige, alleen was de zwakte van den rechter achterpoot duidelijker dan in het voorgaande geval. De staart week naar links af. Tremor en wankelen gedurende het gaan. Microscopie: Laesie van de caudale helft van

den paraflocculus. Laterale deelen crus secundum gelaedeerd (schors en mergstralen). Flocculus heeft één beschadigde lamel.

Kat 26: verschijnselen als voren, alleen knikte bovendien ook de rechter voorpoot soms plotseling in. Microscopie: Belangrijke laesie van de voorste helft van den paraflocculus. De flocculus is oppervlakkig gelaedeerd.

Bij geen zijner proefdieren zag TEN CATE afwijkingen aan kop of oogen behalve een zwakke nystagmus gedurende de exstirpatie (veroorzaakt door de laesie van den flocculus?). De rompmusculatuur vertoonde geen bijzonderheden, manegegang deed zich niet voor. TEN CATE komt tenslotte tot de conclusie, dat er een zeker verband moet bestaan tusschen de voorste helft van den paraflocculus en den voorpoot, en tusschen de achterste helft dezer lob en den achterpoot.

Wij zien hier dus in aansluiting aan een groote laesie van den paraflocculus, tezamengaande met een minder belangrijke en oppervlakkige kwetsing van de crura en flocculus, in hoofdzaak een doorzakken van de homolaterale pooten, hetgeen het vallen veroorzaakte. Dit doorzakken bleef stationnair, althans het was na twee weken nog evident. Nu weten wij dat verschijnselen, veroorzaakt door oppervlakkige laesies van het cerebellum, na eenigen tijd verdwijnen. En dit zal dan ook het geval zijn geweest met de verschijnselen, veroorzaakt door de nevenletsels, aangebracht bij de exstirpatie van den paraflocculus. Uit de proeven van TEN CATE kan dus wel besloten worden, dat de lob in relatie staat met de homolaterale pooten. Voor zooverre het het naar links afwijken van den staart betreft, is deze schrijver geneigd, dit toe te schrijven aan een poging om het evenwicht te behouden, respectievelijk te herstellen.

MUSSEN ('27) kon na wegname van den „flocculus” — waarschijnlijk bedoelt hij hiermede den paraflocculus — vaststellen, dat de oprichtreflexen uit zijligging aan dien kant opgeheven of verminderd waren.

FERRARO en DAVIDOFF verrichtten in 1931 exstirpatieproeven op grooten schaal. Alvorens de door deze auteurs verkregen resultaten te vermelden willen wij er op wijzen dat geen microscopische controle van de aangebrachte laesies verricht werd — ons kwam althans niets daarvan onder oogen. Wij weten dus niet of de beschadiging oppervlakkig is geweest, of dat hierbij behalve de schors, eventueel

ook de intracerebellaire associatiesystemen en de kernen der kleine hersenen betrokken zijn geweest. Voor ons zijn hier van belang de katten 7 en 8. Bij beide dieren was o.m. de paraflocculus beschadigd, bij kat 8 evenwel was de pars circumcludens gekwetst, hetgeen bij kat 7 niet het geval was. Overigens waren de aangebrachte laesies gelijk. De vergelijking van de zich bij de dieren voordoende verschijnselen laat ons nu zien dat kat 8 na eenige weken soms nog een foutieve stap deed — hetgeen met kat 7 niet het geval was. Daarnaast was bij het eerstgenoemde dier de staart naar den kant van de laesie gekruld. De conclusie welke uit deze vergelijking kan worden getrokken is deze, dat de pars circumcludens parafloculi dus in relatie staat met de homolaterale pooten en den staart. Hiertegenover is echter de boven vermelde bedenking te plaatsen, terwijl men bovendien niet mag vergeten dat de betreffende waarnemingen slechts bij één dier werden gedaan. Wij moeten dit werk dus met reserve beschouwen.

Wanneer wij thans de gegevens uit de literatuur resumeeren, kunnen wij vaststellen, dat de proeven waarin mechanisch en met electrischen stroom geprikkeld werd, ons niets kunnen leeren omtrent de functie van den paraflocculus. Voor zooverre het de exstirpatieproeven betreft, is voor ons van belang het werk van MUSSEN, van MUSKENS, van TEN CATE en mogelijk dat van ROTHMANN. De auteurs kregen echter uiteenlopende resultaten (zie boven). Zonder twijfel zal dit voor een deel veroorzaakt zijn door letsels van naburige cerebellumdeelen.

Onze vraagstelling is thans duidelijk: Welke reacties vertoonen onze eigen proefdieren na exstirpatie van den paraflocculus? Thans zullen wij overgaan tot de beantwoording dezer vraag.

EIGEN WERK.

Methodiek.

Voor onze proeven werd gebruikt de witte rat (*Mus norvegicus albus*). De keuze was hierop gevallen, aangezien eventueele staart-afwijkingen bij dit dier zeer goed waar te nemen zijn. Verder vergemakkelijkt de topografie van den paraflocculus de exstirpatie in hooge mate (zie boven).

Bijgaande textfiguren toonen ons het cerebellum van de rat, gezien van schuin achter (links) en van caudaal. De eenvoudig gebouwde paraflocculus (gearceerd) bestaat uit een dorsaal been (ook wel genoemd paraflocculus dorsalis), hetwelk is samengesteld uit vier lamellen en uit een ventraal been dat slechts een lamel rijk is. Een lobulus petrosus is niet te ontdekken.

De rat werd verdoofd met aether. De gang van de operatie volgt hier zeer in het kort: Overlangsche huidsnede, $\frac{1}{2}$ cm. terzijde van de mediaanlijn, gevolgd door het klieven van oppervlakkige en diepe halsspieren (eveneens in lengterichting), waarna een gaatje geboord werd onmiddellijk mediaal van het punt waar de uitwendige gehoorgang in den schedel overgaat. De paraflocculus lag dan bloot en kon met behulp van de waterstraalzuigpomp gemakkelijk verwijderd worden. Dan volgde het sluiten van de opening met een propje was en het hechten van de halsmusculatuur en de huid. Het bloedverlies was steeds nihil.

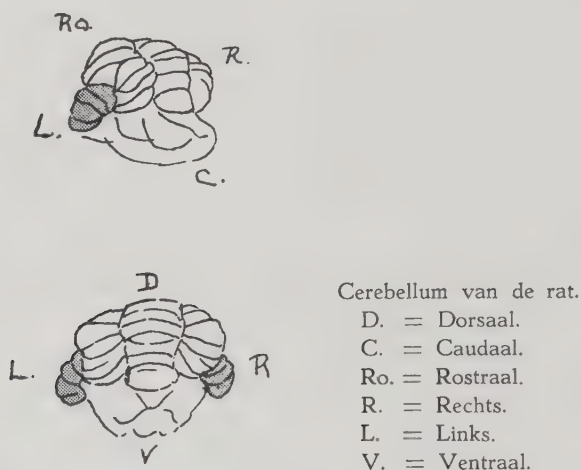
Op den dag volgende op dien der operatie werd de rat onderzocht. Dit onderzoek betrof de gang, de vestibulaire reacties, de oprichtreflex uit zijligging ¹⁾ afwijkingen van de rompmusculatuur, afwijkend gedrag van den staart en het gedrag van het dier op latten van verschillende breedte. Tenslotte werden dwangbewegingen genoteerd.

Het was moeilijk om te constateeren of zich veranderingen in de rompspieren voordeden. Wij trachtten hierin een inzicht te krijgen door de rat in zijligging met het achterlijf vrij te laten hangen,

¹⁾ Hierbij, alsook bij het nagaan der steunreacties, werden de functies van het vestibulair apparaat uitgeschakeld door den kop in een t.o.v. het lichaam symmetrischen stand te houden.

waarbij gelet werd op eventuele verschillen welke zich in linker of rechter zijligging voordeden.

Om na te gaan in hoeverre de zich bij herhaling voordoende manegegang mede veroorzaakt werd door de voorpooten, werd het dier aan den staart met het achterlijf van den onderlaag opgetild en nagegaan, in hoeverre de manegegang zich nu nog voordeed. Indien dit het geval was, noemden wij deze proef — in het vervolg „voorpoottest” genoemd — positief, in het tegengestelde geval, negatief.



Tenslotte werd acht gegeven op het voorkomen van nystagmus. Reeds nu willen wij vermelden dat deze oogbewegingen zich niet voordeden.

Het sectiepreparaat werd microscopisch onderzocht, in hoeverre de naburige lamellen van het cerebellum (crura, lobus paramedianus, vermis, flocculus) mede gelaedeerd waren. Tevens werd acht gegeven op eventuele beschadigingen van het vestibulaire apparaat en van de cerebellaire kernen.

Tenslotte bleken elf ratten geschikt te zijn voor ons doel en wij zullen thans overgaan tot de bespreking hiervan. Het verslag onzer proefnemingen zal echter verkort worden, door van één dier het protocol volledig weer te geven en vervolgens de verschijnselen welke zich bij de verschillende dieren voordeden, in schemavorm samen te vatten.

Protocol rat F.

Operatie 4-6-'43. Gewicht 200 gram. Narcose: aether. Gepoogd werd den rechter paraflocculus te exstirpeeren. 10-6-'43. Gedurende het loopen op den grond beschrijft het dier groote cirkels naar rechts: manegegang. Terwijl het loopt is waar te nemen hoe somtijds de rechter achterpoot doorzakt. Onmiddellijk hierop echter herstelt zich de rat hiervan. De rechter voorpoot vertoont geen afwijkingen. Wanneer het dier in rust is, is 'te zien, dat de rechter achterpoot iets meer ingezakt is dan de linker.

Ataxie van de extremiteiten is niet vast te stellen. De staart vertoont geen afwijkingen, met name bevindt zij zich in de mediaanlijn zooals dit bij een ongerept dier het geval is, en is zij normaal bewegelijk in alle richtingen.

De sensibiliteit schijnt niet gestoord te zijn. Er is geen duidelijk verschil in steuntonus tusschen de beide achterpooten. De „voorpoottest” is twijfelachtig. Het oprichten uit linker zijligging geschiedt veel sneller dan dat uit rechter zijligging.

Geplaatst op een lat ter breedte van $2\frac{1}{2}$ cm. maakt de rat een veel „onhandiger” indruk dan een normaal dier. Het achterlijf schommelt hevig heen en weer. Daarbij valt het dier voortdurend naar rechts. Verder doet zich een sterk wankelen in voor- en achterwaartsche richting voor wanneer het dier zich in dwarse positie bevindt ten opzichte van de lengterichting van de lat.

Wat de eventueele afwijkingen van de rompmusculatuur betreft: wij konden die niet vaststellen. Dit was bij alle andere proefdieren evenmin het geval. Voorop gesteld moet echter worden, dat de beoordeeling zeer sterk aan subjectieve factoren onderhevig is.

De vestibulaire reacties zijn normaal.

Gedurende de volgende dagen nemen de bovengenoemde verschijnselen in duidelijkheid af. De rechter achterpoot blijft echter iets ingezakt. Het verschil in de oprichtreflex blijft mede bestaan, en dit is ook het geval met de neiging om op de lat naar rechts te vallen.

Den 25-7-'43 wordt de rat gedood door middel van chloroform. Microscopisch onderzoek van de aangebrachte laesie: Van den rechter paraflocculus is weggenomen de caudale helft van het dorsale been. Flocculus intact, zoo ook de nucleus VIII. Geen letsels van crura, lobus paramedianus of vermis.

Overzicht van alle proefdieren.

In het volgende schema vatten wij de verschijnselen welke de ratten vertoonden, samen (schema I, zie aan het einde van dit hoofdstuk). Een + teeken beteekent hierin, dat de betreffende reacties evident waren; $\pm$ wil zeggen twijfelachtig, terwijl een — teeken beduidt, dat het betreffende verschijnsel afwezig was. In de kolommen onder flocculus, n. VIII, crura en lobus paramedianus is aangegeven in hoeverre het betreffende onderdeel gelaedeerd geworden is. „Weg” wil zeggen, dat het onderdeel in zijn geheel weggenomen is. „Besch.” duidt aan een beschadiging van — voor zooverre het de lobi betreft — slechts de schors.

In bijgaande plaat geven wij de teekeningen van de diverse cerebella, in welke teekeningen de grootte van de aangebrachte laesies tot uiting komt.

Schema II geeft de verkregen resultaten in een anderen vorm weer. Wij hebben getracht één en ander uit te drukken in een lijn. Bij de beschouwing hiervan gelieve men echter te bedenken dat het opstellen van dit schema aan subjectieve factoren gebonden is en dat slechts is aangegeven, in hoeverre een bepaald verschijnsel evident, twijfelachtig, of negatief was. Thans zullen wij overgaan tot het beschouwen van dit schema.

Een van de meest opvallende verschijnselen welke zich voordeden, was de manegegang, het beschrijven dus van cirkels wanneer men het dier vrij liet rondloopen. De vraag werpt zich nu op, hoe de manegegang hier ontstond. Het vestibulair apparaat kon hier niet de oorzaak van zijn daar dit steeds ongerept was ¹⁾. Nu is echter van den flocculus bekend, dat zij in relatie staat met den nucleus BECHTEREW. De mogelijkheid moet dus overwogen worden, in hoeverre een laesie van deze lob de oorzaak van den manegegang kon zijn. Vergelijken wij hiertoe de lijnen behorende bij de vlakken 3 en 9 uit schema II. Lijn 3 poogt weer te geven, bij welke ratten en in welke mate de manegegang voorkwam, terwijl lijn 9 de uitdrukking tracht te zijn van de mate waarmee de flocculus cerebelli beschadigd werd. Het volgende is nu vast te stellen: schorslaesie

¹⁾ Een nader onderzoek of zich eventueel bloedstolsels zouden kunnen bevinden bij de medulla oblongata, welke stolsels dan druk zouden uitoefenen op de vestibulaire kernen, viel negatief uit.



Afbeeldingen der aangebrachte laesies.

Afkortingen:

- c.r. = corpus restiforme.
 n.d. = nucleus dentatus.
 r.s.n. V = spinale trigeminuswortel.
 Ve. = ventrikel.
 Pf. = parasfloculus.
 Fl. = flocculus.

In figuur G is links de normale parasfloculus weergegeven.



van den flocculus, gepaard gaande met manegegang deed zich voor bij de ratten A en C. Bij de ratten D, F en K was de flocculus ongerept en daarbij was eveneens de manegegang aanwezig. De manegegang was twijfelachtig bij de dieren E en H, bij welke tevens de flocculus onbeschadigd was. Bij rat G bleek bij sectie de flocculus intact, terwijl hier de manegegang zich niet voordeed. Tenslotte was bij J en L de flocculus totaal verwijderd, de manegegang was bij deze dieren duidelijk aanwezig. Wij vinden dus de uitersten: Flocculus weggenomen en toch manegegang (J en L), en aan den anderen kant: Flocculus onbeschadigd, hetgeen ook gepaard ging met manegegang (D, F en K). en tusschen deze uitersten vinden wij verschillende „overgangsgevallen”. Wij zouden hieruit willen wij besluiten dat de manegegang hier dus niet door de beschadiging van den flocculus veroorzaakt werd.

Aangezien geen ander deel van de kleine hersenen, noch van de rest van het centrale zenuwstelsel iets beschadigd werd, blijft ons slechts over, te besluiten, dat de manegegang veroorzaakt werd door de laesie van den paraflocculus.

MUSKENS ('34) vermeldt de opinie van MAGNUS ('25) omtrent den manegegang. Volgens dezen auteur zou dit fenomeen veroorzaakt worden doordat — bij het van het rechter labyrint beroofde dier — het ontbreken van de werking van dit labyrint de geconjugeerde deviatie van kop en oogen naar die zijde veroorzaakt. Tengevolge hiervan rust het dier meer op de rechter voorpoot en aldus komt een uurwijzerbeweging tot stand. Doet ook de achterpoot mede dan ontstaat een manegegang. — MUSKENS heeft hierop de volgende critiek, dat een invloed van het labyrint op de geïsoleerde oogspieren niet bestaat. Wij meenen evenwel dat zoowel MUSKENS als MAGNUS hier de oorzaak van het verschijnsel miskennen. De homolaterale hypotonie in de extremiteten is na labyrintexstirpatie immers zeer evident. Deze hypotonie nu brengt met zich mede dat de betreffende pooten meer inzakken dan normaliter het geval is. En hieruit vloeit voort dat het lichaam automatisch meer op deze pooten rust dan op de gekruiste extremiteten. Verder veroorzaakt de hypotonie juist de manegebeweging — zie verder.—

Welk mechanisme ligt nu aan de manegebeweging ten grondslag? Wanneer men zich een toestelletje denkt, bestaande uit een as, met aan elke zijde een wiel, dan zal dit apparaatje, wanneer men het laat rollen, zich steeds in een rechte lijn voortbewegen indien de straal van beide wielen even groot is. Wanneer echter de straal van het linker wiel grooter is dan die van het rechter, dan zal het rollen niet langs een rechte lijn geschieden, doch langs een kromme.

een cirkelomtrek, en wel zoodanig, dat het grootste wiel den grootsten cirkel beschrijft. Wij meenen nu, dat dit in principe het mechanisme was van den manegegang zooals zich die bij onze ratten voordeed. Op één of andere wijze moet de „straal” van de rechter pooten (in casu de lengte van deze pooten) geringer zijn dan die van de linker extremiteiten. Met andere woorden: De rechter pooten — soms alleen de voor- of achterpoot aan dien kant — moeten iets ingezakt zijn. Blijkens ons schema was dit het geval bij de dieren A, E, F, J en K (zie lijn 11, welke helaas een onvolledig beeld geeft). Bij deze ratten kon vastgesteld worden, dat de pooten aan de geopereerde zijde iets ingezakt bleven. Wanneer men lijn 11 vergelijkt met lijn 3, dan blijkt dat bij vier dezer dieren de manegegang zich voordeed.

Teneinde de boven ontvouwde hypothese een grotere mate van waarschijnlijkheid te verleenen, gingen wij het gedrag na van ratten, waarbij wij aan den linker kant de buigspieren van de extremiteiten, en aan de rechter zijde de strekkers uitgeschakeld hadden (door middel van het doorsnijden der zenuwen, eventueel van de peezen der spieren). De aldus geopereerde dieren vertoonden een manegegang of een uurwijzerbeweging naar rechts. Onzes inziens werd dit verschijnsel hier veroorzaakt, doordat door het uitschakelen van buigers en strekkers aan de verschillende zijden, de pooten klaarblijkelijk links minder gebogen waren dan rechts, met andere woorden: de linker pooten waren langer (en konden meer kracht zetten) dan de rechter. Wij zijn geneigd om den zich hier voordoenden manegegang toe te schrijven aan het feit, dat bij deze dieren de pooten aan de geopereerde zijde meer gebogen waren dan aan den gezonden kant. In dit punt gaan wij dus ver met MAGNUS mede. Een bevestiging vinden wij mogelijk in de vergelijking van de lijnen 2 en 3: bij zes ratten waren zoowel de manegegang als het doorzakken evident. Bij een dier waren beide verschijnselen negatief. Onzes inziens staan deze gegevens ons toe te concludeeren, dat er tusschen beiden een verband bestaat.

Dat veranderingen in den steuntonus hier een rol spelen, wordt duidelijk door de vergelijking van de lijnen 3 en 4. Lijn 4 laat zien, bij welke dieren de steuntonus bij druk op de voetzolen van de achterpooten rechts aanzienlijk minder was dan links. Het parallelisme van beide lijnen is opvallend, d.w.z. dat bij de ratten met

een uitgesproken manegegang tevens een verminderde tonus in den rechter achterpoot bestond ¹⁾).

Dat er daarentegen geen paralleliteit bestaat tusschen de lijnen 11 en 4 — iets wat men toch zeker zou verwachten — behoeft ons niet te verwonderen, wanneer wij er aan denken, dat het ingezakt blijven van de pooten aan de geopereerde zijde o.m. vastgesteld werd aan de hand van het feit dat het rechter oog lager was dan het linker ²⁾). En dit was vooral duidelijk, wanneer de rechter voorpoot meer ingezakt was dan de linker. Wij gingen daarentegen den steuntonus na aan de achterpooten, aangezien de voorpooten zich niet leenden voor de gebruikelijke methodiek waarop wij den steuntonus bepaalden. Verder leert de vergelijking van de lijnen 8 en 2 ons, dat de verschijnselen aan voor- en achterpoot geenszins evenwijdig loopen. Het hier geconstateerde verschil tusschen de lijnen 11 en 4 pleit dus onzes inziens niet tegen onze hypothese van den manegegang — welke overigens een nader onderzoek vereischt.

¹⁾ Hiermede in overeenstemming is het werk van TEN CATE ('38). Deze werker verrichtte proeven met diverse visschen, en wel door het applicceeren — onder meer — van curare en cocaïne. Resultaat werd slechts dan verkregen wanneer deze stoffen op den kleine-hersensteel in konden werken. Het gevolg dezer inwerking was in beide gevallen tegengesteld. Curare hetwelk op de zenuwcentra een prikkelende werking heeft, veroorzaakte een kromming van het lichaam naar de homolaterale zijde, en daardoor een manegegang naar dien kant. Cocaïne daarentegen veroorzaakte door haar verlamrende werking een buiging en manegegang naar de gezonde zijde. Het een en ander is terug te voeren op een verhoogden, respectievelijk verlaagden spiertonus aan de geopereerde zijde. — Hieruit volgt dus dat de manegebeweging bij de visch ten nauwste samenhangt met den spiertonus. Wij vragen ons af of dit nu ook niet voor den manegegang bij het zoogdier zal gelden. Dit komt ons wel zeer waarschijnlijk voor.

²⁾ Als eventueele andere oorzaken waardoor het eene oog lager kan zijn dan het andere moeten wij de volgende noemen:

1. Laesies van het vestibulair apparaat. Dit mogen wij echter bij onze proefdieren blijkens het microscopisch onderzoek uitsluiten.

2. Prikkelingsverschijnselen van de nekspieren. Ook dit verwerpen wij, aangezien de lagere stand van het rechter oog nog voorkwam op een tijdstip, dat zoo lang na de operatie was gelegen, dat van eenige prikkeling geen sprake meer kon zijn.

3. Contractie door gevormd bindweefsel. Ook dit komt ons niet zeer waarschijnlijk voor, aangezien wij de musculatuur van den nek in lengterichting klieften.

Tenslotte zij de door ons genomen „blanco proef” vermeld: de ratten waarbij dezelfde operatie was verricht — de wegname van den paraflocculus uitgezonderd — vertoonden het zoojuist besproken fenomeen niet.

Dat er verband te leggen was tusschen de tonusvermindering en het vallen op de lat naar rechts, leert ons de beschouwing van de lijnen 4 en 5: men ziet hoe dit vallen voorkwam bij de dieren waarbij de rechter achterpoot een aanzienlijk geringeren steuntonus had vergeleken met links, terwijl het vallen geen of een verminderde neiging tot eenige voorkeursrichting had bij de ratten waarbij niet met zekerheid eenig tonusverschil in de extremiteiten te constateeren viel.

Thans vergelijken wij de lijnen 7 en 8, respectievelijk aangevende bij welke dieren de „voorpoottest” positief was, en bij welke exemplaren de rechter voorpoot doorzakte. Deze beide verschijnselen deden zich bij vijf ratten voor. Bij vier dieren waren beiden afwezig. Tenslotte was bij rat C het doorzakken twijfelachtig, terwijl de „voorpoottest” positief was, het omgekeerde kwam bij rat F voor. Niettegenstaande dit laatste meenen wij evenwel gerechtigd te zijn, een verband aan te mogen nemen tusschen de beide verschijnselen.

De beschouwing van de lijnen 1 en 8 leert ons het volgende: Bij de ratten A, D, J, K en L was de paraflocculus totaal weggenomen. Hier kwam eveneens een doorzakken door den rechter voorpoot voor. Dit laatste was niet het geval bij G. Hier was de paraflocculus slechts oppervlakkig gelaedeerd. Bij B, E en H was de lob weer in haar geheel verwijderd. De betreffende dieren zakten echter niet door den homolateralen voorpoot. — Uit deze gegevens mogen wij dus niet de conclusie trekken dat de exstirpatie van den paraflocculus een doorzakken van den gelijkzijdigen voorpoot veroorzaakt.

Wanneer wij echter nagaan, of zoo mogelijk de flocculus de oorzaak is van dit verschijnsel, dan doen zich bij de beschouwing van de lijnen 9 en 8 dezelfde moeilijkheden voor als boven het geval was. De oorzaak van het inzakken van den voorpoot mag ook niet in de laesie van den flocculus gezocht worden.

Andere deelen van het centrale zenuwstelsel waren niet gekwetst. Ondanks het feit dat onze meening in dit opzicht niet in alle details gesteund wordt door de gedragingen van het dier in combinatie met het microscopisch onderzoek, meenen wij toch den paraflocculus verantwoordelijk te moeten stellen voor het typische gedrag der voorpooten. De doorslag van deze overweging is de vergelijking van de lijnen 1 en 2. Hier staat duidelijk een paralleliteit tusschen

de laesie van den paraflocculus eenerzijds en het inzakken van den homolateralen achterpoot anderzijds op den voorgrond. Wij achten het voor waarschijnlijk, dat dit nu ook ten opzichte van de voorpooten geldt.

Lijn 10 laat zien bij welke ratten het verschil tusschen de oprichtreflexen uit linker en rechter zijligging duidelijk was. Uit de vergelijking met lijn 1 blijkt dat er mogelijk een verband bestond tusschen de paraflocculuslaesie en deze ligging. De beschouwing van de lijnen 9 en 10 leert ons daarentegen, dat de flocculus naar alle waarschijnlijkheid niets met het verschijnsel te maken heeft. Wij meenen dus dat de paraflocculus te doen heeft met het vlot afloopen van den oprichtreflex. Weliswaar is het door ons beschouwde materiaal te klein in aantal, maar daarnaast wordt onze opvatting mogelijk gesteund door de waarneming van MUSSEN, die na exstirpatie van den „flocculus” bij het konijn eveneens een vertraagden oprichtreflex uit de homolaterale zijligging zag ¹⁾.

Verder weten wij door het onderzoek van KRAAN ('39) dat de reflex verloopt over de roode kernen. RADEMAKER heeft het door zijn proeven waarschijnlijk gemaakt, dat de prikkels uit het onderliggend lichaamsoppervlak het cerebellum passeeren. De paraflocculus heeft verbindingen met den nucleus ruber. De anatomie steunt dus ook in zekeren zin onze meening over het verband dat bestaan zou tusschen den oprichtreflex en de betreffende lob.

Rest ons thans lijn 6 te bezien. Deze poogt weer te geven, bij welke ratten het schommelen in voor-achterwaartsche richting gedurende het zitten op de lat evident was. Dat dit verschijnsel zonder eenigen twijfel afhankelijk was van de laesie van den paraflocculus en niet van den flocculus, leert ons de vergelijking met de lijnen 1 en 9.

Tenslotte vergelijkte men de lijnen 3 en 5. Het blijkt dan, dat er een verband bestond tusschen het voorkomen van den manegegang en het vallen naar een bepaalde zijde op de lat. Dit is in overeenstemming met onze opvatting dat de manegebeweging veroorzaakt zou zijn doordat — door tonusverlies — aan een zijde de extre-

¹⁾ Wij weten niet, of de auteur naast den paraflocculus nog den flocculus weggenomen heeft. Op zichzelf is deze waarneming dus niet bewijzend. Boven bleek echter, dat de flocculus niets met de oprichtreflex te maken heeft, zoodat daardoor de proef van MUSSEN voor ons veel in waarde toeneemt.

miteiten meer ingezakt zouden zijn dan aan den anderen kant. Immers: boven bleek, dat ook het vallen naar rechts op de lat terug te voeren was op een verminderden tonus van de musculatuur der rechter pooten.

De verschijnselen: manegegang, het inzakken van den homolateralen achterpoot, het ingezakt blijven, nog lang na de operatie, het vallen op de lat naar steeds dezelfde zijde, zijn allen terug te voeren op een oorzaak. En deze oorzaak is een verminderde spiertonus aan den geopereerden kant. Hetgeen zich bij den rechter voorpoot voordeed, n.l. het inzakken en de positieve „voorpoottest”, is zeer waarschijnlijk aan eenzelfde oorzaak toe te schrijven. Men herinnere zich echter, dat het niet volkomen zeker was, dat deze afwijkingen van den normalen toestand veroorzaakt werden door de laesie van den paraflocculus. Gezien evenwel de paralleliteit met de verschijnselen aan den achterpoot, lijkt ons deze conclusie wel zeer voor de hand liggend.

Het sterke schommelen in voor-achterwaartsche richting op de lat beschouwen wij als een verschijnsel van dysmetrie. Wanneer het dier naar voren dreigt te vallen, worden de strekspieren gerekt alvorens zij zich contraheeren. Deze rekking moet hier blijkbaar aanzienlijk sterker zijn dan normaal, aangezien de excursies die de rat naar voren maakt zeer veel grooter zijn dan bij een onge-rept dier het geval is. Zonder twijfel wordt dit veroorzaakt door den verminderden tonus van de betreffende spieren: er moet een storing zijn in de verwerking der proprioceptieve prikkels welke het cerebellum bereiken. De oorzaak dezer stoornis moet dus hoogst-waarschijnlijk gezocht worden in het ontbreken van den paraflocculus.

Over den oprichtreflex zouden wij het volgende willen opmerken. KRAAN ('39) geeft aan, hoe het begin van het oprichten tot stand komt. Allereerst buigen zich de onderliggende pooten. Dit wordt vergezeld door een strekken van de zich boven bevindende extremiteiten. Aldus wordt reeds een verplaatsing van het zwaartepunt in de gewenschte richting bewerkstelligd. Dat de meening van KRAAN juist is, bewees ons het gedrag van een konijn waarbij de paraflocculus rechts weggenomen was. Dit dier toch vertoonde een gestoorden oprichtreflex uit de rechter zijligging. Een zwakke tendentie daartoe was echter aanwezig en duidelijk waren nu de

pootbewegingen zooals KRAAN die beschreven heeft, vast te stellen.

Gedurende het verdere verloop van het oprichten speelt nu onzes inziens de rekking der spieren een rol. Stellen wij ons voor, dat het oprichten het stadium bereikt heeft, dat het dier door de bewegingen van de zich aan den onder- en bovenkant bevindende pooten, iets in de gewenschte richting is gedraaid. Thans zal het noodzakelijk zijn dat het zich van de onderlaag verheft. Aangezien de onderliggende pooten gebogen zijn, zullen de strekkers hiervan zich normaliter in een toestand van rekking bevinden — de steunreactie doet zich gelden — en bij gevolg komt het dier tot staan. Bij onze geopereerde ratten zagen wij echter, dat de spieren veel meer gerekt moesten worden dan normaal alvorens zij met een sterke contractie antwoordden zooals bij de ongerepte rat het geval was (zie boven). Hieruit volgt, dat in het stadium, waarin het dier zich van de onderlaag moet verheffen, de rekking van de strekspieren nog te gering is om deze spieren tot samentrekking te brengen. Dit beteekent dus, dat het dier niet in staat is om tot een staande positie te geraken. En het zal nooit hiertoe komen — wij laten het feit, dat de functie van den paraflocculus mogelijk door andere deelen van het centrale zenuwstelsel overgenomen zal kunnen worden, buiten beschouwing — aangezien de rekking van de strekspieren onder de beschreven omstandigheden maximaal is. — Op deze wijze zouden wij het uitblijven van den oprichtreflex willen verklaren en de oorzaak meenen wij dus te zien in een verminderden tonus der extremitetsspieren ¹⁾). Mogelijk laten zich echter ook nog andere factoren gelden. Het boven omschreven mechanisme lijks ons echter wel zeer belangrijk voor het afloopen van den reflex. In hoeverre de bovenstaande hypothese juist is, worde nader onderzocht.

¹⁾ Zeer evident kwam dit ook tot uiting in het volgende: Wanneer de aan den rechterkant geopereerde dieren op deze zijde gelegd werden, kon een vertraagden oprichtreflex worden vastgesteld. Werden de ratten evenwel op de linkerzijde gelegd dan bleek de betreffende reflex niet veranderd te zijn: met groote snelheid richtten de dieren zich op. Dit had evenwel dit gevolg, dat door de snelheid de ratten door den symmetrischen stand „heensloegen” en op de rechterzijde neerkwamen. Blijkbaar waren de rechterpooten niet in staat te schok op de gepaste wijze op te vangen, zij knikten in en waren er aldus de oorzaak van dat het dier een rolbeweging om de lengteas maakte. Wij meenen wel dat de hypotonie van de betreffende pooten hier ten eerste op den voorgrond treedt.

Resumeerend namen wij dus bij de ratten, bij welke aan de rechter zijde de paraflocculus weggenomen respectievelijk gelaedeerd geworden was, het volgende waar: Manegegang naar rechts, plotseling inzakken van den rechter achterpoot, verminderden steuntonus van dezen poot t.o.v. den linker, gestoorden oprichreflex uit rechter zijligging, een ingezakt blijven van de rechter extremiteiten gedurende langen tijd na de operatie, zeer sterke schommelingen op de lat in voor-achterwaartsche richting (dysmetrie) en tenslotte een steeds opnieuw vallen naar den geopereerden kant, eveneens op de lat waarneembaar.

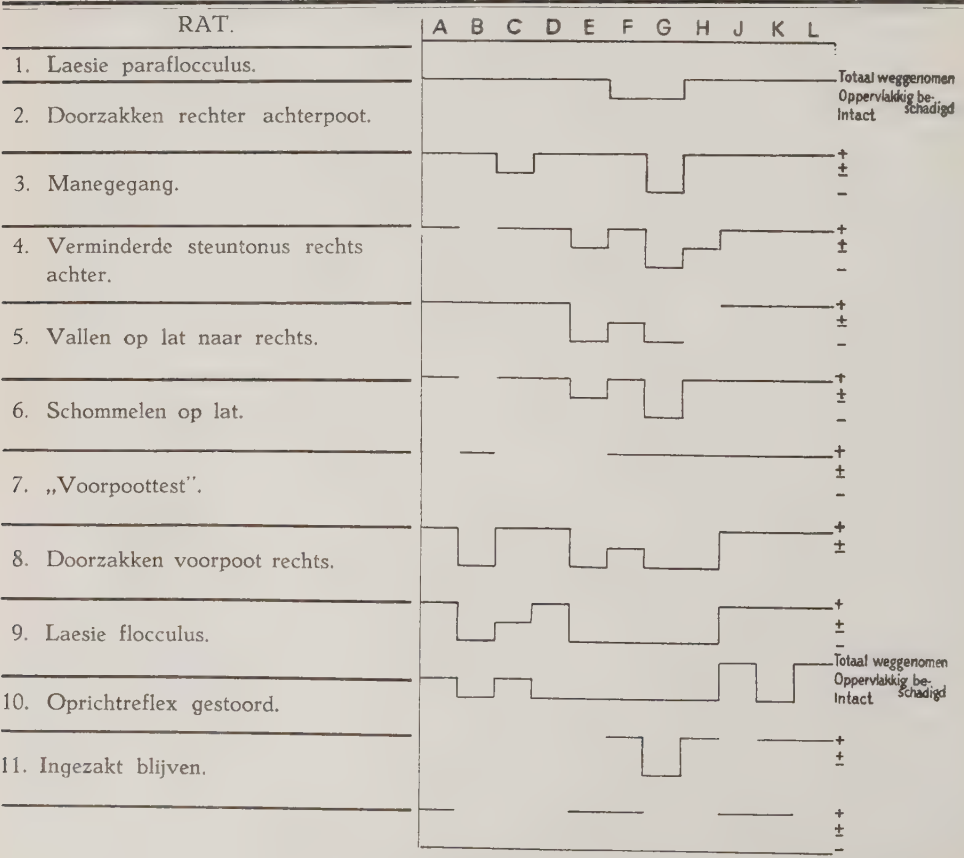
Verschillende dieren vertoonden nog een manegegang met de voorpooten (positieve „voorpoottest”), en een plotseling inzakken van de homolaterale voorste extremiteit. Ofschoon de sectiegegevens in combinatie met het aantal dieren bij welke deze verschijnselen vastgesteld konden worden, geen zekere conclusie toelaat, pleit toch de groote overeenkomst met het gedrag van de rechter achterpooten er voor, dat ook hier de laesie of verwijdering van den paraflocculus oorzaak dezer verschijnselen kan zijn.

Het waargenomene meenen wij terug te kunnen brengen op een gemeenschappelijke oorzaak: een verminderden tonus van de extremitetsspieren aan de geopereerde zijde.

De vergelijking van deze resultaten met die van anderen zal in het volgende hoofdstuk geschieden.

FLOCCULUS	BESCH	INTACT	BESCH	INTACT -				MEG	INTACT	MEG	
VESTIBULAIR APPARAAT	INTACT			INTACT				INTACT			
CRURA	INTACT			INTACT				INTACT			
LOBUS PARAMEDIANUS	INTACT			INTACT				INTACT			
VERMINDERDE STEUNTONUS RECHTS	+	+	+	+		+			+	+	+
INGEZAKT BLIJVEN RECHTS	+				+	+			+	+	
GESTOORDE OPRICHTREFLEX						+		+		+	+
„VOORPOOTTEST“	+		+	+		+			+	+	+
SCHOMMELING OP LAT		+				+	+	+	+	+	+
VALLEN NAAR RECHTS OPLAT	+		+	+	+	+		+	+	+	+
INZAKKEN RECHTS ACHTER	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
INZAKKEN RECHTS VOOR	+		+	+					+	+	+
MANEGEGANG	+		+	+	+	+		+	+	+	+
RAT	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K

SCHEMA I.



SCHEMA II.

HOOFDSTUK VII.

Discussie.

De feiten zijn veelen, maar de Waarheid is één.
'Want een enkel feit is als een doodlopende weg ...
het heeft geen voortzetting. Maar een waarheid oopent
een geheele gezichtskring, ze leidt naar het oneindige ...

TAGORE: *Sādhana* I (vert. F. v. EEDEN).

Wij willen thans trachten het in de voorafgaande hoofdstukken besprokene nader te beschouwen en samen te vatten. Zooals wij echter reeds eerder aangaven, is het onzes inziens niet juist, den paraflocculus alleen hierin te betrekken. De discussie zal dus het geheele cerebellum omvatten, om hierna den paraflocculus meer in het bijzonder te bezien.

Het vezelverloop heeft ons het volgende geleerd: na prikkels ontvangen te hebben uit spino-cerebellaire banen, vestibulaire vezels, de achterstrengen (?) en uit de tecto-cerebellaire en strio-cerebellaire bundels ¹⁾ zenden de kleine hersenen impulsen naar den nucleus ruber en het voorste deel van den ventralen thalamuskern en het corpus subthamicum. Daarnaast begeven zich prikkels via den tractus uncinatus naar den nucleus DEITERS, de kern van den afdalenden vestibulariswortel en formatio reticularis en eveneens van den flocculus naar eerstgenoemde vestibulaire kern en den nucleus BECHTEREW.

De roode kern op haar beurt zendt impulsen naar de oliva inferior — welke met het cerebellum in een efferente verbinding staat — naar de schors van de regiones frontalis en temporalis, naar den nucleus dorso-lateralis thalami, en tenslotte naar het ruggemerg (deze baan neemt bij het hoogere zoogdier sterk in beteekenis af).

Het voorste deel van de ventrale thalamuskern staat o.m. in een efferente verbinding met den gyrus centralis anterior.

Zooals bekend ontspringen uit het laatstgenoemde deel der grootersensschors de pyramidebanen. Verder is de regio centralis anterior te verdeelen in de regio praecentralis — de praemotorische

¹⁾ De laatstgenoemde twee bundels zijn bij de vogels en lagere vertebraten, alsmede bij de lagere zoogdieren zeer evident. Ofschoon bij den mensch aan het bestaan dezer structuren getwijfeld wordt, meenen wij toch goed te doen, ze te vermelden.

schors — en in de motorische schors s.s. welke de pyramidecellen van BETZ bevat. De praemotorische schors werkt nauw samen met de motorische doordat de eerste impulsen zendt naar de laatste.

Het striatum ontvangt waarschijnlijk prikkels o.m. uit de roode kern (neostriatum) en het pallidum, eveneens vezels uit de schors der lobi frontalis, temporalis en parietalis, en zendt afdalende vezels naar den ventralen thalamus (corpus subthalamicum), de substantia nigra en den nucleus ruber.

Uit de frontale — en temporale schors gaan centrifugale prikkels naar den pons en vervolgens naar het cerebellum. Daarnaast worden ook prikkels uit deze schorsdeelen naar de roode kern gezonden.

Deze vermelding der vezelverbindingen is zeer onvolledig. Niettemin is dit overzicht voldoende voor ons doel: *het laat zien hoe het cerebellum met tal van belangrijke formaties is verbonden, formaties welke zich in twee categorieën laten rangschikken al naar gelang zij behooren tot het pyramidale of extrapyramidale systeem.*

De vraag rijst nu, welke dezer beide categorieën de belangrijkste is. Zonder twijfel is dit het laatstgenoemde stelsel. Dit toch maakt bewegingen welke een zeer principiële functie hebben — de „Prinzipalbewegungen” van MUNK — n.l. het staan, de voortbeweging, het loopen van het individu, alsmede het grijpen, het vasthouden van de prooi mogelijk, welke bewegingen na uitschakeling van het pyramidale systeem in beginsel onaangetast blijven. Het omgekeerde doet zich echter niet voor: wanneer het extrapyramidale motorische systeem buiten werking is gesteld, blijft van de pyramidale bewegingen slechts zeer weinig over. (Men vergelijke verder het samenvattende artikel van A. DERVOORT betreffende deze materie. — Fortschritte d. Neurologie u. Psychiatrie, Bd. XV, S. 57, 1943). De functie van het laatste systeem is blijkbaar ten eerste de extrapyramidale bewegingen fijn af te stemmen en „glad” te maken, en in de tweede plaats het verrichten van willekeurige precisiebewegingen, bij het volvoeren waarvan echter steeds weer een extrapyramidale factor komt. Het cerebellum nu is, gelijk wij boven zagen, ingeschakeld in beide systemen. Wanneer dit orgaan gekwetst wordt, zullen de gevolgen der laesie zich in beide categorieën doen gelden. De stoornis in de extrapyramidale motiliteit zal zich evenwel het meest op den voorgrond plaatsen omdat hierdoor de belangrijkste,

steeds weerkerende en eigenlijk steeds aanwezige functies in hun goede verrichtingen belemmerd worden.

Waar nu het experiment ons heeft geleerd dat laesie van den paraflocculus steeds gepaard gaat met een hypotonie, wordt het op deze gronden zeer waarschijnlijk dat beschadiging van het overige cerebellum eveneens een verlaagden spiertonus met zich mee zal brengen ¹⁾.

PROBST ('02) vernielde bij zijn proefdieren de oliva inferior (links). Hij vermeldt o.a. een vallen naar rechts, een atactischen gang en een staan in spreidstand. Madame ZAND ('34) beschadigde de oliva inf. bij de kat. Zij stelde een hypotonie in de homolaterale pooten vast. MARÉCHAL ('34) gewaagt van een 2—3 dagen durende hypotonie na laesie van de zoo juist genoemde kern.

ABBIE ('34) schrijft over den lobus frontalis: De lob dient voor het „los maken” van de spieren uit de economische stijfheid der staande houding, onmiddellijk wanneer men deze houding wil veranderen (zie verder ook PODMANICZKY ('20), AUSTYREGESILLO en FORTES('35), ARING en FULTON ('36), ROUQUIER en LENSEIGNIES ('37), ROUQUIER ('38). FULTON (gecit. d. RADEMAKER, Ned. Leerboek d. Physiol dl. V,) nam na exstirpatie der lob bij den aap een hypotonie der extremiteiten waar. MUSSEN vernielde met het toestel van HORSLEY en CLARK den nucleus ruber bij de kat. Hij zag hoe zich een manegegang naar den anderen kant voordeed, terwijl het positiegevoel verloren was. De spiertonus der gekruiste extremiteiten was verlaagd, het dier had moeite het evenwicht te bewaren, de oprichtreflexen uit zijligging waren verdwenen ²⁾.

¹⁾ In een publicatie, eerstdaags te verschijnen in de Archives Néerlandaises de Physiologie (Feestbundel Prof. van Rijnberk), zijn wij hierop nader ingegaan. De physiologie van het paleocerebellum — samengesteld uit den lobus flocculonodularis en het primitieve corpus cerebelli — en het neocerebellum wordt hierin afzonderlijk beschouwd. Onze conclusies waren de volgende: De lobus flocculonodularis regelt den spiertonus opdat deze optimaal zij voor het bewaren van het statische evenwicht. Het primitieve corpus cerebelli draagt bij tot het instand houden van een optimalen spiertonus ten behoeve van de principiële bewegingen (MUNK) en het behouden van het evenwicht gedurende het uitvoeren dezer acties (dynamische evenwicht). Het neocerebellum tenslotte reguleert den spiertonus ten behoeve van de neokinese (welke evenwel steeds een phylogenetisch oude component bevat), terwijl het verder bijdraagt tot het behoud van zoowel het statische als het dynamische evenwicht.

Het cerebellum oefent zijn werking uit én door activeerende én door remmende impulsen.

Laesies van zoowel paleo- als neocerebellum veroorzaken steeds een gelijkzijdigen verlaagden spiertonus.

²⁾ Dit beeld stemt niet in het minst overeen met dat na decerebratie waarbij, zooals bekend, de roode kern eveneens is uitgeschakeld. Wij vragen

Met deze conclusie stellen wij ons geheel en al naast FRÉD. BREMER ('35) die zich tegenover BRUN ('26) e.a. plaatst: „.....la plupart des physiologistes ont vérifié l'existence d'une hypotonie musculaire chez les animaux atteints d'une lésion unilatérale du cervelet”.

De „Prinzipalbewegungen” zijn phylogenetisch zeer oud. Dat de kleine hersenen met deze bewegingen te maken hebben leidde niet tot de conclusie dat slechts het paleocerebellaire deel met de regulatie dezer functies belast is. Dit is zeer zeker niet het geval. Men houde in het oog dat, bij den rechtopgaanden mensch b.v., de principiële acties een geheel ander aspect gekregen hebben. Is b.v. bij het viervoetige individu het springen meer op den voorgrond tredend, bij den tweevoeter is het loopen, het staan, het evenwicht belangrijker. Deze phylogenetische oude bewegingen hebben hier verder uiteraard een andere controle van noode dan bij het viervoetige dier.

MADAME ZAND ('29, '32, '34) komt langs vergelijkend-anatomischen, pathologisch-anatomischen en langs physiologischen weg tot de conclusie dat de oliva inferior — welke in het extrapyramidale systeem is geschakeld — bijdraagt tot het in standhouden van den optimalen spiertonus. Verder heeft de olif zich sterk ontwikkeld bij de diersoorten welke, somtijds of voortdurend, een rechtopgaanden gang hebben. In overeenstemming hiermede werden veranderingen vastgesteld in de oliva bij diegenen welke gedurende het leven geleden hadden aan ziekten welke op deze houding sterke invloed oefenen. (Ziekte van PARKINSON, arteriosclerosis cerebri). — Van de hoofdolif nu weten wij dat zij, een klein frontaal gedeelte uitgezonderd, een neencephale formatie is, die uitgebreide vezelverbindingen met het neocerebellum heeft.

Het bovenstaande overziende is onze meening, dat het cerebellum beide soorten van bewegingen: de extrapyramidale en de pyramidale, beïnvloedt. Uit dien hoofde heeft het tot taak bij te

ons af of dit verschil niet veroorzaakt wordt door het wegvallen van belangrijke centra (de groote hersenen, het grootste deel van de kleine).

Verder hebben wij met de zoojuist vermelde werkresultaten der diverse auteurs willen wijzen op het belangrijke feit dat laesies van extrapyramidale centra mogelijk eveneens een hypotonie met zich brengen, iets, wat tot nu toe in strijd is met de gegevens, ons door de kliniek verstrekt (vgl. de PARKINSONSCHE stijfheid).

dragen tot het in stand houden van een optimalen tonus, welke reguleering — zoowel door activeerende als door remmende prikkels tot stand gebracht — bij de principiële bewegingen een meer grove is — in tegenstelling tot de pyramidale functies. Steeds is deze reguleering een onontbeerlijke om de acties adequaat te doen verlopen ¹⁾.

GOLDSTEIN ('27) komt tot een soortgelijke conclusie: „.....dasz es einen..... sehr primitiven Automatismus gibt, der sich in ein Abductions- und Strecktendenz ²⁾ äussert..... Wir dürfen so annehmen, dasz, wie das Cerebrum auch das Cerebellum hemmt, die fraglichen Cerebellarsymptome der Ausdruck eines — infolge des Fortfalls der cerebellaren Gegenimpulse — Freiwerdens des Automatismus sind.”

„Das Kleinhirn hat die Aufgabe die Ausführung der „cerebralen“ Direktiven durch Mitinnervation der motorischen Apparaten zu sichern, wobei die ihm zufließenden propriozeptiven Erregungen die Stärke der Mitinnervation je nach den veränderten Verhältnissen der Periferie regulieren”.

Van BREMER ('38) vinden wij de volgende woorden (betreffende de werking van het cerebellum): „Lorsqu'une fonction se corticalise, l'intervention de l'écorce cérébrale dans son exécution ³⁾ ne supprime pas celle des centres phylogénétiquement plus anciens, mais elle la renforce et elle s'exécute ainsi par leur médiation”.

INGVAR ('18) meent het cerebellum een functie toe te moeten kennen welke bestaat in het tegenwerken van „der Gravitation und der Trägheit unserer Körpermassen innerhalb zweckmässiger Grenzen zwecks der Erhaltung des Gleichgewichts des mechanischen Systems des Körpers”.

Zeer zeker heeft deze schrijver hierin gelijk, zooals o.m. blijkt uit BÂRÂNY's voorbijwijken en het rebound phenomenon van GORDON HOLMES. Wij zouden deze beschouwing evenwel willen uitbreiden met onze zienswijze dat de kleine hersenen, behalve een tegenwerkende, zeer zeker ook een activeerende invloed hebben, iets wat in het bijzonder bij de precisiebewegingen tot uiting komt. Hieruit vloeit dan mede voort, dat wij aan het evenwicht en de traagheid onzer lichaamsdeelen niet die alles overheerschende rol zouden willen toebedeelen gelijk INGVAR dat doet.

¹⁾ Wij willen er hier aan herinneren dat het cerebellum ook invloed uitoefent op den tonus der gladde spieren (KREMER, 1942).

²⁾ Na isolatie der groote hersenen volgde strekking en abductie der pooten.

³⁾ N.I. die van de kleine hersenen.

Deze opmerking biedt ons gelegenheid tot het maken van de volgende opmerking: zooals bekend is het cerebellum inderdaad een belangrijk orgaan bij het behoud van het evenwicht, oorspronkelijk is haar functie geheel en al daarop gericht. Dit volgt ten duidelijkste uit de onderlinge verhouding van kleine hersenen en vestibularis systeem bij de Plagiostomen. (TEN CATE, CHAUCHARD.)

Deze „evenwichtsfunctie” blijft bestaan. Men herinnere zich daartoe de nauwe relatie van den flocculus en de nuclei DEITERS en BECHTEREW. Nu hebben VOORHOEVE ('17) alsmede ARIËNS KAPPERS ('21) er op gewezen dat er een verband bestaat tusschen de groottoename van het corpus cerebelli en de toename in grootte van het lichaam der haaien, m.a.w.: er bestaat een verband tusschen de sterkere ontwikkeling van het corpus cerebelli en de toenemende spiermassa's. Ook TEN CATE ('31) wijst hierop: „Es zeigte sich..... das bei dem Rochen gerade diejenigen Arten ein stark differenziertes Corpus cerebelli haben, welche..... gute Schwimmer sind”.

Ook bij de bewegingen dezer dieren is het evenwicht van belang, dit geldt hier zelfs in versterkte mate vergeleken met *Petromyzon* b.v. Deze visch heeft immers een zeer eenvoudige motiliteit in tegenstelling tot die van den haai, en dit brengt met zich mede een regulatie van de zijde van het vestibulair apparaat welke in het eerste geval uiteraard een minder samengestelde zal zijn dan in het tweede. Zonder twijfel zal dit weerspiegeld worden in den bouw van het evenwichtssysteem: bij den prik zal dit zeer eenvoudig gebouwd zijn, terwijl bij den haai deze bouw een meer samengestelde zal zijn. Zonder twijfel ook is het zoo juist genoemde verschil uitgedrukt in de cerebella dezer dieren, aangezien het een vaststaand feit is dat er een verband bestaat tusschen de kleine hersenen, de proprioceptiviteit der spieren, en de motiliteit.

Hetzelfde vinden wij terug wanneer wij b.v. den haai vergelijken met een zoogdier. Ook hier kunnen wij zeggen dat bij het zoogdier het evenwichtssysteem een meer verfijnde taak heeft dan bij de visch, iets wat zonder meer duidelijk is wanneer men de bewegingsmogelijkheden van beide dieren vergelijkt, en zich daarnaast bedenkt dat er een groot verschil is in de milieu's waarin deze dieren leven, n.l. water en lucht. Het verschil in regulatie door het vestibularissysteem — n.l. een grovere bij de visch, en een fijnere bij het zoogdier — zal ook weer zijn anatomische basis hebben in den meer samengestelden bouw van het n. VIII apparaat bij het hogere dier en in den bouw der cerebella van beide diersoorten¹⁾. Hier nu willen wij wijzen op het volgende:

Zoals bekend, zendt de n. VIII impulsen naar nodulus, flocculus, lobus anterior en uvula. Daarnaast staan deze onderdeelen (uitgezonderd evenwel de laatstgenoemde lob) in een efferente verbinding met de vestibulaire kernen.

Ten opzichte van de uvula nemen de vestibularisvezelen dus een analoge positie in als die van den tractus spino-cerebellaris dorsalis²⁾ ten aanzien van

¹⁾ Wij willen er verder op wijzen dat bij het zoogdier de spierproprioceptiviteit veel meer ontwikkeld is dan bij de visschen.

²⁾ INGVAR ('18) pleit in zijn bekende monographie voor een functioneele gelijkwaardigheid van de spino-cerebellaire en de vestibulaire impulsen. Vergelijk ook BÁRÁNY (1912).

dezen sublobulus. Met dit voor oog en komen wij tot de volgende hypothese: de lobus anterior, nodulus en flocculus werken zeer nauw samen met het n. VIII systeem, zij hebben tot taak bij te dragen tot het behoud van het evenwicht. Daarnaast is het de functie van de uvula om, tezamen met het vestibulaire apparaat, bij te dragen tot het behoud van het evenwicht in den ruimsten zin des woords *gedurende de samengestelde bewegingen*. Tot steun dezer hypothese willen wij het volgende aanvoeren:

1. De uvula staat met het neocerebellum in verbinding en wel door middel van forsche bundels welke zelfs in het pluispreparaat evident zijn. Dit is niet met nodulus, flocculus en primitieven lobus anterior het geval.
2. Wanneer wij bij caviae bij welke de paraflocculus was weggenomen (hetgeen zich manifesteerde in een verminderden spiertonus van den homolateralen achterpoot vergeleken met die van den poot aan de gekruiste zijde), het n. VIII systeem uitschakelden door middel van het indruppelen van chloroform in beide ooren — de vestibulaire reacties verdwenen dan totaal — dan kon vastgesteld worden dat de laatstgenoemde manipulatie geen gevolgen met zich bracht ten aanzien van den tonus in de achterste extremiteiten. In hoeverre fijn afgestemde bewegingen invloed ondergingen kon bij deze dieren niet worden nagegaan. Deze proef zegt ons dus, dat het n. VIII systeem bij de cavia, voor het allerbelangrijkste deel althans, dient voor het behoud van het evenwicht en op het cerebellum geen duidelijke invloed uitoefent. (Men vergelijk ook de bekende proeven van MAGNUS en de KLEYN).
3. In de literatuur vindt men vermeld dat laesie van den lobus flocculo-nodularis, d.i. de eenheid welke nodulus en flocculus tezamen vormen, slechts storingen geeft in het evenwicht, zonder dat andere typische cerebellaire symptomen aanwezig zijn. (DOW, '38).

Indien onze hypothese juist is — om haar te bewijzen moet b.v. de phylogeneze van de uvula worden nagegaan — volgt hieruit, dat hiermede de indeeling der kleine hersenen volgens LARSELL en DOW wederom, doch nu langs physiologischen weg, bevestigd wordt¹⁾. Anders gezegd: functioneel gezien is het geheele cerebellum, de lobi flocculo-nodularis en anterior uitgezonderd, gelijkwaardig, oude en jonge deelen werken naast en met elkaar samen. Met BRODAL ('39) scheiden wij *qua functie* niet meer neo- en paleocerebellum. Wel willen wij onderscheiden de lobi anterior en flocculo-nodularis welke — zooals wij boven trachtten uiteen te zetten — mogelijk een meer statische functie hebben, in tegenstelling tot het corpus cerebelli, aan hetwelk een meer dynamisch-regulatorische taak zou toegewezen zijn²⁾.

Thans keeren wij tot den paraflocculus terug. De vraag rijst of de functie der lob thans niet voldoende is aangeduid. Oppervlakkig beschouwd lijkt het immers als of bovenstaande bespreking geen

¹⁾ Voor de betreffende indeeling zie men de inleiding van deze publicatie.

²⁾ Een gelijksoortige gedachte vindt men ook bij HAUSMAN ('29). Men vergelijk hiertoe eveneens de publicatie van LARSELL ('45).

ruimte openlaat voor de localisatieidee zooals BOLK die zich heeft gedacht.

Niets is onzes inziens minder waar. Het is echter een feit dat men vaak een localisatie *van* functies verwacht met een localisatie *in* functies. BOLK zelf heeft hierop met nadruk gewezen ('08). Het eerste impliceert een localisatie zooals wij die in de groote-hersenschors kennen. Een dergelijk iets is in het cerebellum zeker niet aanwezig. Het andere evenwel, een localisatie *in* functies wil zeggen dat eenzelfde functie weliswaar in het geheele orgaan aanwezig is, doch zich niet overal op dezelfde wijze naar buiten doet gelden. Wij zouden grofweg kunnen zeggen: Qualitatief overal gelijk, doch quantitatief verschillend.

Wij hangen de tweede mogelijkheid, de localisatie *in* functie, aan. Er bestaat een dermate evidente paralleliteit tusschen de grootte van een lob der kleine hersenen en een bepaalde bewegingsmogelijkheid, dat tusschen beiden een verband moet bestaan, wij kunnen het ons althans niet anders indenken. Al gaan wij niet geheel en al mede met de speciale localisatie volgens BOLK's geniale arbeid — in hoofdstuk III trachtten wij onze meening in deze weer te geven — het uitgangspunt is zonder twijfel juist geweest.

Een belangrijk iets verlieze men evenwel niet uit het oog, iets wat niet steeds het geval is. Wij bedoelen dit, dat men het cerebellum in het algemeen te weinig „plastisch” beschouwt. Een localisatie *in* functies moge in principe aanwezig zijn, de anatomie van het orgaan, benevens die van de afferente en efferente banen toont aan, dat het mogelijk is dat de verschillende deelen der kleine hersenen in hooge mate elkaar kunnen vervangen.

Wij achten het localisatieprincipe volgens BOLK aanwezig, doch in de praktijk — d.w.z. bij het experiment, speciaal bij de chronische proef — kan zij verdoezeld worden.

Ter bespreking van de symptomatologie na paraflocculuslaesie (resp. exstirpatie) willen wij de verschijnselen, door anderen en door ons waargenomen, nogmaals noemen.

1. De paraflocculus oefent invloed uit op den staart (BOLK).
2. Buiging van den hals naar de geopereerde zijde (MUSKENS, ROTHMAN).
3. Het zich op verschillende hoogte bevinden der oogen ten opzichte van de onderlaag (MUSKENS, ROTHMAN, SCHOLTEN).

4. Hypotonie van de rompmusculatuur (ROTHMAN).
5. Inknikken der homolaterale extremititeiten (MUSKENS?, TEN CATE, SCHOLTEN).
6. Vallen naar de gelaedeerde zijde (MUSKENS, TEN CATE, SCHOLTEN).
7. Manegegang naar den geopereerden kant (MUSKENS?, SCHOLTEN).
8. Rolbeweging (MUSKENS).
9. Gestoorde oprichtreflex uit homolaterale zijligging (MUSSEN, SCHOLTEN).

Beschouwen wij deze punten thans nader.

Ad. 1. Evenmin als TEN CATE namen wij eenige afwijking in den staart waar. *De paraflocculus oefent geen invloed uit op den staart.* De vergelijkende anatomie steunt ons in deze opvatting.

Ad. 2. Terwijl eenerzijds zoowel MUSKENS als ROTHMAN een buigen van den hals naar de geopereerde zijde vermelden, wordt dit door TEN CATE en ons ontkend. Daar het verslag van het microscopisch onderzoek ontbreekt, weten wij evenwel niet of de beide eerstgenoemde werkers bij de door hen verrichte operaties nevenletsels hebben aangebracht. Dit nu is zeer wel mogelijk. De paraflocculus vinden wij immers bij de kat en den hond als een langgerekte lus langs den rand van het cerebellum, aldus den lobus ansatus begrenzend. De pars circumcludens paraflocculi bevindt zich vlak bij de lobi anterior en simplex. Van deze laatste lob weten wij dat zij hoogstwaarschijnlijk — onder meer — in verband staat met de halsmusculatuur. Wanneer de lobulus simplex dus gekwetst is geworden, dan zal zich dus mogelijk een stoornis voordoen in de motiliteit van den hals.

Verder wil een buiging van den hals naar rechts zeggen, dat of de tonus van de halsspieren aan die zijde verhoogd is, of dat zich een hypotonie voordoet van de musculatuur van den linkerkant. De eerste mogelijkheid komt ons onwaarschijnlijk voor. Zooals boven bleek, konden wij slechts afwijkingen aan de ledematen der zelfde lichaamshelft constateeren, en dan nog wel in den vorm van een verminderden tonus. Wij vragen ons af, waarom de homolaterale halsspieren hier eventueel een uitzondering op zouden maken. Eerder zouden wij het tegengestelde verwachten, al was het

alleen maar om het vallen naar rechts zooveel mogelijk tegen te gaan. — De tweede mogelijkheid — een hypotonie van de halspierspiers links — is ook niet waarschijnlijk, daar de cerebellaire hemisfeer — en dus ook de paraflocculus, welke hiervan een onderdeel uitmaakt — invloed uitoefent op de gelijkzijdige lichaamshelft. Tenslotte houde men ernstig rekening met een laesie van de halspierspiers welke uiteindelijk door de vorming van bindweefsel, hetwelk in den loop van den tijd schrompelt, een contractuur teweeg gebracht kan hebben.

Resumeerend meenen wij vast te mogen stellen, dat de invloed van den paraflocculus op den hals geenszins vast staat, niet onmogelijk is, doch ons in hooge mate onwaarschijnlijk voorkomt.

Ad. 3. Drie auteurs vermelden een lageren stand van het rechter oor of oog vergeleken met dat aan de niet geopereerde zijde. De wijze van interpretatie is echter verschillend. Zoowel MUSKENS als ROTHMAN geven aan dat de hals gedraaid was. Wij evenwel vatten het verschijnsel op als het gevolg van een ietwat ingezakt blijven van de homolaterale pooten, tengevolge waarvan de geopereerde zijde lager was dan de gezonde. Nu is dit laatste blijkens den tekst mogelijk ook het geval geweest met de kat van MUSKENS. Hij vermeldt immers dat de spiertonus in den rechter achterpoot minder was dan die in den linker en eveneens dat de rechter voorpoot was geabduceerd om een vallen naar die zijde te voorkomen. Onzes inziens kunnen beide symptomen een lageren stand van het rechter oor veroorzaken. Hetgeen MUSKENS verder evenwel schrijft geeft ons te denken: hij kon oogbewegingen vaststellen welke eenige dagen duurden. Dit beteekent dat er andere deelen dan de paraflocculus gelaedeerd waren. TEN CATE zag eveneens oogbewegingen welke slechts een korten tijd duurden, en hoogstwaarschijnlijk terug waren te voeren op een oppervlakkige laesie van den flocculus. Wanneer wij in dit licht de mededeeling van MUSKENS bezien, dan wordt het ons waarschijnlijk dat de auteur eveneens andere deelen buiten den paraflocculus beschadigd heeft. Wij denken bijvoorbeeld aan het vestibularis apparaat. Ten gunste van deze opvatting pleit verder dat MUSKENS rolbewegingen waarnam. Deze waarneming wordt door TEN CATE en ons niet bevestigd. Bovendien vond de auteur degeneratie in de tubercula acustica en het corpus trapezoides. De MARCHICoupes onzer ratten vertoonden dit

laatste niet. Wij mogen onzes inziens niet zeggen dat de door MUSKENS waargenomen verschijnselen toe te schrijven zijn aan een laesie van den paraflocculus alleen.

Wij mogen niet besluiten dat een laesie van den paraflocculus een draaiing van den hals veroorzaakt.

Ad. 4. *Over de hypotonie van de rompmusculatuur laat zich niets definitiefs zeggen.* Noch TEN CATE, noch wij konden eenige verandering vaststellen.

Het is daarom te betreuren dat ROTHMAN, die een zwakte in de rompspieren waarnam, niet vermeldt, hoe hij zijn dieren onderzocht.

Ad. 5. Zoowel TEN CATE als wij namen een inknikken van de homolaterale pooten waar. Mogelijk is dit ook door MUSKENS vastgesteld, daar hij aangeeft, dat het dier een wankelenden gang had. Deze mededeeling is evenwel voor ons van weinig waarde (zie boven).

Laesie van den paraflocculus heeft storingen in de homolaterale extremiteiten tengevolge.

Ad. 6. Hetgeen wij onder 5 bespraken geldt eveneens voor het vallen naar rechts. *Laesie van den paraflocculus veroorzaakt een vallen naar de homolaterale zijde.*

Ad. 7. Dat MUSKENS bij zijn kat een manegegang waarnam verwondert ons in verband met het boven besprokene niet. TEN CATE kon geen manegebeweging vaststellen. Bij onze ratten deed deze zich duidelijk voor. Verder konden wij een verband vaststellen tusschen dezen gang, den verminderden steuntonus, en het vallen naar den geopereerden kant. De laatste twee verschijnselen werden veroorzaakt door de laesie of exstirpatie van den paraflocculus. *Wij kunnen ons nu moeilijk aan de gedachte onttrekken, dat deze operatie eveneens den manegegang veroorzaakt.*

Ad. 8. De rolbewegingen kwamen boven reeds ter sprake (ad. 3). *Met TEN CATE zijn wij van meening, dat de wegname van den paraflocculus niet de oorzaak dezer bewegingen is.*

Ad. 9. Zoowel MUSSEN als wij namen een gestoorde opricht-reflex waar (slechts uit de homolaterale zijligging). Weliswaar nam de eerstgenoemde schrijver ook den flocculus weg, doch boven trachtten wij aan te toonen dat deze lob niets met den oprichtreflex te maken heeft. De hodologie steunt ons: de flocculus ontvangt namelijk geen spino-cerebellaire vezelen, terwijl de paraflocculus wel

impulsen uit de zijstrengen ontvangt, hetzij direct, hetzij via uvula en pyramis. Verder verwijzen wij nogmaals naar de publicaties van RADEMAKER en KRAAN.

De paraflocculus is ingeschakeld in het mechanisme dat het oprichten uit zijligging vlot doet afloopen.

Zooals wij reeds eerder zeiden, meenen wij de zoojuist vermelde conclusie vanuit één gezichtspunt te mogen bezien. *Dit gezichtspunt is, dat alle genoemde verschijnselen veroorzaakt zijn door een verminderden tonus in de homolaterale extremiteiten*

De vraag is thans of de resultaten door ons in de hoofdstukken I, II, III en V verkregen, hiermede in overeenstemming zijn. Wij meenen wel dat dit het geval is, gelijk uit het volgende moge blijken. In hoofdstuk I was onze conclusie dat de paraflocculus bij den mensch zeer in grootte is toegenomen. Dat bij den mensch de spiertonus in de ledematen eveneens in belangrijkheid is toegenomen zal niemand willen ontkennen, men denke slechts aan den rechtopgaanden gang, en aan de gecompliceerde functies van den arm.

Uit de door ons verkregen gegevens in hoofdstuk III meenen wij te mogen besluiten dat de paraflocculus bij de Cetaceeën in verhouding slecht ontwikkeld is, iets wat overeenkomt met het feit, dat genoemde dieren rudimentaire achterste extremiteiten hebben, met daarnaast voorste ledematen, welke — het „handgedeelte” uitgezonderd — eveneens in geringe mate gevormd worden.

De hodologie leerde ons dat de paraflocculus in een nauwe relatie staat met de pyramis en uvula, welke deelen prikkels uit den tractus spino-cerebellaris dorsalis ontvangen, proprioceptieve prikkels dus, welke onder meer van het grodtste belang zijn voor de instandhouding van den spiertonus in de ledematen ¹⁾.

Daarnaast bleek ons in de diverse hoofdstukken dat de paraflocculus neocerebellair is en, via den pons, impulsen krijgt uit het neopallium. Dit beteekent dus dat de lob een taak te vervullen heeft bij de regeling van den spiertonus gedurende de „neokinese”. — Aan den anderen kant evenwel is de lobus ten nauwste verbonden met het extrapyramidale motorische systeem zooals dat in den

¹⁾ Op vergelijkend-anatomische gronden meenen wij tenslotte dat er een correlatie bestaat tusschen den paraflocculus dorsalis (resp. ventralis) met de achterste (resp. voorste) extremiteit. Men vergelijke hiertoe bijv. de vele figuren in RILEY's publicatie (1929).

neëncephalen nucleus ruber en oliva inferior vertegenwoordigd is. Dit wil dus zeggen dat de paraflocculus eveneens een rol speelt bij de „Prinzipalbewegungen” van MUNK, doch slechts voor zooverre als bij deze bewegingen een phylogenetisch jonge component aanwezig is.

Concludeerend zeggen wij: De paraflocculus helpt mede tot het instandhouden van den optimalen spiertonus in de homolaterale extremiteiten. Dit geschiedt zoowel door activeerende als door remmende prikkels. Deze tonusregulatie doet zich gelden gedurende de „Prinzipalbewegungen” zooals die bij het lagere zoogdier voorkomen, doch ook gedurende de phylogenetisch jonge bewegingen zooals wij die bij den mensch kennen.

SAMENVATTING.

Wij begaan een principiële fout wanneer wij vragen naar de functie van een bepaald klein onderdeel van het centrale zenuwstelsel. De verschillende formaties immers zijn dermate samengevoegd tot een geheel, dat het niet juist is een dezer formaties geheel en al apart van de anderen te beschouwen, het organisme is meer dan de som der afzonderlijke deelen. Om een nader inzicht te krijgen in het aandeel welke een bepaalde structuur heeft in de functie van het centrale zenuwstelsel als zoodanig, is het dus noodzakelijk, om, naast het onderzoek van het betreffende deel, mede de met dit deel samenhangende structuren aan een beschouwing te onderwerpen. Dit brengt met zich mede dat, ten einde een inzicht te krijgen in de taak van dit geheel, het physiologisch experiment alleen geenszins voldoende is, de anatomie kan hier niet ontbeerd worden. Beide gebieden hangen ten nauwste met elkaar samen, hetgeen hier in het bijzonder duidelijk wordt wanneer men de opbouw van het centrale zenuwstelsel ziet in het licht van de neurobiotaxis. Tenslotte herinnere men zich hoe, speciaal op het terrein dat door ons in dit geschrift betreden is, het terrein van correlaties tusschen de bouw der kleine hersenen en de lichaamsbouw, het experimentum naturae zich niet alleen naast het physiologisch experiment plaatst doch zich tevens in fijnheid verre daarboven verheft.

Zoowel uit de physiologie als uit de anatomie van een bepaalde formatie kunnen conclusies getrokken worden welke, als synthese, tenslotte belangrijke resultaten kunnen afwerpen.

Deze overwegingen leidden ons toen wij ons tot taak stelden iets naders te trachten te weten over den paraflocculus. Dat de anatomie bij het onderzoek dezer lob vooraf moest gaan behoeft geen nadere toelichting, wanneer men bedenkt dat juist de anatomie hiervan zoo onzeker is, iets wat onder meer weerspiegeld wordt in het feit dat men den paraflocculus niet weet te plaatsen in het neo- of paleo-cerebellaire systeem, en wat evenzeer blijkt uit de verschillende nomenclatuur van den lobus (lobus flocculi, formatio vermicularis, flocculus, pars tonsillaris).

Zoo begonnen wij met het vergelijkend anatomisch onderzoek (hoofdstuk I), hetwelk tot resultaat had, dat wij meenen den paraflocculus te moeten homologiseeren met den lobus biventer en tonsil. Wij kwamen tot deze conclusie op grond van het volgende. Het bleek ons dat bij de subprimaten de paraflocculus met de pyramis en de uvula verbonden is. Deze verbinding is macroscopisch duidelijk zichtbaar. Bij de primaten nu kan vastgesteld worden, dat de tonsil met de uvula en de lobus biventer met de pyramis in samenhang is. Daarnaast vormen lobus biventer en tonsil een eenheid, zooals ten duidelijkste bleek uit de vertakkingen van den arbor vitae. De lobus biventer bleek in het pluispreparaat door sterke vezelbundels met den pons verbonden te zijn — gelijk dit met den paraflocculus dorsalis het geval is — terwijl dergelijke vezelbundels niet bij de tonsil gevonden werden — hetgeen in overeenstemming is met onze bevindingen bij het ventrale been van den paraflocculus. Tenslotte was de verhouding der arborvertakkingen van lobus biventer en tonsil ten opzichte van het geheele arborbeeld identiek aan die van de mergstralen van den paraflocculus ten opzichte van den arbor vitae van den subprimaat.

Hiermede komen wij de meening van BOLK — welke meening door RILEY gedeeld wordt — dat de tonsil het homologon van den paraflocculus zou zijn, dus zeer nabij.

Daar deze opvatting in strijd is met die volgens welke de paraflocculus bij den mensch als den „Nebenflocculus HENLE” teruggevonden wordt, trachtten wij het boven verkregen resultaat nader te toetsen aan embryologisch materiaal. Dit onderzoek is in hoofdstuk II beschreven. Het bleek nu dat de embryologie van den paraflocculus eener — en van den lobus biventer en tonsil anderzijds de ontwikkeling dezer deelen volkomen langs dezelfde banen doet gaan, hetgeen eveneens pleit ten gunste van de homologie der lobi ¹⁾.

De consequenties hieruit voortvloeiende zijn belangrijk. Zij zijn deze, dat: 1e. de paraflocculus phylogenetisch jong is, 2e. dat de lob bij den mensch een aanzienlijke grootte heeft, 3e. dat de lob grooter wordt al naar gelang men een hooger georganiseerd dier

¹⁾ Bij een nader onderzoek bleek ons dat de „Nebenflocculus” phylogenetisch oud is en geheel en al tot den flocculus behoort.

beschouwt en 4e dat de lob daarbij een groeitendentie vertoont welke naar pyramis en uvula gericht is.'

BOLK ('08) is van meening dat de paraflocculus gecorreleerd is met de musculatuur van den staart. Hij fundeert dit op het feit dat de Cetaceeën in het bezit zijn van een grooten staart, terwijl daarnaast het cerebellum dezer dieren gekenmerkt zou zijn door een paraflocculus welke, van grooten omvang zijnde, nagenoeg de geheele basale helft der kleine hersenen in zou nemen.

Het probleem is belangrijk voor ons, temeer wanneer wij het één en ander zien in het licht van het resultaat dat wij in de hoofdstukken I en II mochten bereiken, n.l. dat de staartlooze mensch een sterk ontwikkelde paraflocculus heeft.

Het cerebellum der Cetaceeën werd nu door ons onderzocht. Als vergelijkingsobject dienden de kleine hersenen van den ijsbeer. Wij kozen dezen als uitgangspunt daar dit orgaan ons het meest geschikt toeleek in verband met de — overigens nog steeds onzekere — phylogenie der Cetaceeën. Met behulp van het arborbeeld gelukte het ons om bij diverse dieren van de orde der Cetaceeën de pyramis en uvula te vinden. Het bleek nu dat zich aan den eerstgenoemden sublobulus een lob hecht welke wij later als den paraflocculus beschouwden, een lob welke zeer veel kleiner is dan men in het algemeen aanneemt, welke echter den karakteristieken vorm zooals wij die bij de sub-primaten kennen, nog duidelijk bezit. Dat deze lob werkelijk de paraflocculus is werd onzes inziens duidelijk gemaakt door het arborbeeld, de onderlinge verhouding der verschillende groeven en doordat wij in staat waren aan te toonen, dat de tot dusverre met den naam sulcus parafloccularis betitelde groeve dezen naam ten onrechte draagt. Zij scheidt n.l. niet den paraflocculus van de rest der cerebellaire hemisfeer — in welk geval bovengenoemde nomenclatuur op haar plaats zou zijn — doch vormt de grens tusschen de door ons als lobus paramedianus beschouwde lob en de rest van den lobus ansatus. — Waar men tot dusverre de identiteit van de hier beschouwde groeve met den sulcus parafloccularis als vaststaand meende, vloede hieruit voort dat men het basale deel der kleine hersenen door den paraflocculus geloofde gevormd te zijn. Onzes inziens is dit onjuist daar genoemde groeve niet de sulcus parafloccularis is.

De paraflocculus der Cetaceeën is gering in grootte. Hiermede vervalt de correlatie met den staart.

In zijn uitgebreide monographie gaat INGVAR ('18) diep in op problemen welke met de door ons beschouwde lob samen hangen. Hij vermeldt o.m. dat de vogels in het bezit zijn van een paraflocculus. Ook dit punt is voor ons van het grootste belang daar wij in de eerste twee hoofdstukken meenden vast te kunnen stellen dat de lobus tot het neocerebellum behoort, m.a.w. niet in dat der vogels zou zijn te vinden, daar deze dieren, voor zooverre bekend, slechts het phylogenetisch oude deel der kleine hersenen bezitten. Daarnaast: indien de paraflocculus werkelijk in de kleine hersenen van den vogel zou zijn te vinden, zou dit een interessant licht werpen op de bijdrage der lob in de functie van het cerebellum als zoodanig, gezien de motiliteit dezer dieren. Ons onderzoek betrof nu alle aan- en afvoerende systemen van het cerebellum. Tenslotte konden wij besluiten dat het cerebellum der vogels uitsluitend uit oude structuren samengesteld is. Hieruit volgt dat in de kleine hersenen dezer dieren geen paraflocculus voorkomt. Weliswaar ziet men de zijdelingsche uitloopers van pyramis en uvula zich over de aurikel uitstrekken — INGVAR baseert hierop zijn hierboven vermelde meening — doch er bestaat in deze een principiëel verschil met den paraflocculus, n.l. dit, dat laatstgenoemde lob de tendentie bezit naar pyramis en uvula toe te groeien, terwijl bij den vogel deze sublobuli zich juist ontwikkelen van mediaan naar lateraal. Welke de oorzaak hiervan is weten wij niet, het onderzoeken van dit probleem ligt buiten ons arbeidsveld.

De groei van den paraflocculus naar pyramis en uvula toe zou echter verklaard kunnen worden doordat wij dit als een neurobio-tactisch phenomeen beschouwen, d.w.z. dat de beenen van den paraflocculus naar den vermis groeien onder invloed van impulsen welke zij van hieruit ontvangen.

Dit laatste nu voert ons tot de hodologie (hoofdstuk V). De vezelverhoudingen gingen wij na aan de hand van de MARCHIPreparaten onzer paraflocculusratten, aan myelinisatiepreparaten, terwijl tenslotte de resultaten van onderzoekingen van atrophische cerebella van verschillende dieren ons tot leidraad dienden. Onze conclusies waren de volgende: de paraflocculus ontvangt de meeste impulsen uit den pons, daarnaast ook prikkels uit de pyramis (veel)

en de uvula (minder). Zeer waarschijnlijk staan deze laatsten in verband met de spino-cerebellaire banen welke vele vezelen naar de pyramis en minder vezels naar de uvula zenden ¹⁾). Dit zou nader gesteund kunnen worden door de waarneming van INGVAR, die eenige vezels van den tractus spino-cerebellaris dorsalis tot in den paraflocculus vervolgen kon. Bovendien bestaat het olivo-cerebellaire systeem als een belangrijke afferente weg voor prikkels naar den paraflocculus. Deze impulsen gaan vanuit het neëncephale deel van de oliva inferior.

Thans overgaande tot de efferente banen noemen wij in de eerste plaats de korte vezels naar het neocerebellaire deel van den nucleus dentatus. Deze kern zendt de prikkels dan naar den nucleus ruber, het voorste deel van de ventrale thalamuskern en het corpus subthalamicum. Daarnaast evenwel konden wij MARCHIdegeneratie vervolgen vanuit de schors van den paraflocculus, langs de — niet gelaedeerde — tandkern naar den nucleus ruber en thalamus ventralis. Tenslotte noemen wij de intracerebellaire associatiesystemen waarin de betreffende lob geschakeld is. In dit verband ontvangt de paraflocculus impulsen uit en zendt hij prikkels naar den flocculus, hij ontvangt daarnaast impulsen uit den lobus ansatus-paramedianus ²⁾). De verbindingen met den worm noemden wij boven reeds.

Uit deze gegevens blijkt dat de paraflocculus geheel en al behoort tot het neocerebellum, hetgeen nader wordt geaccentueerd door het feit dat primaire — noch secundaire n. VIII vezelen in de lob haar einde hebben.

In hoofdstuk VI beschouwden wij de physiologie van den paraflocculus bij de rat. Onze resultaten stemmen grootendeels overeen met waarnemingen welke TEN CATE vroeger bij de kat had verkregen ('26), n.l. dat zich bij de geopereerde dieren de volgende verschijnselen voordeden: gedurende het loopen een plotseling doorzakken der homolaterale pooten, gevolgd door een onmiddellijk herstel hiervan. Daarnaast constateerden wij een manegegang en doorgezakt zijn der pooten aan dezelfde zijde, ook wanneer het dier zich in rust bevond (hetgeen onder meer tot uiting kwam in een

¹⁾ Hiermede is in overeenstemming dat het dorsale been sterker ontwikkeld is dan de pars ventralis paraflocculi.

²⁾ Dit is de lob welke lobus ansatus en lobus paramedianus tezamen vormen.

lager zijn van het homolaterale oog), dysmetrie (hetgeen zich manifesteerde in hevige voor-achterwaartsche schommelingen op een lat), een verminderden steuntonus der extremiteiten aan de geopereerde zijde. Tenslotte was de oprichtreflex vanuit de homolaterale zijligging gestoord.

De tot nu toe beschouwde resultaten brachten wij in hoofdstuk VII met elkaar in verband. De geconstateerde fenomenen bij de paraflocculusrat zijn onzes inziens het gevolg van een verlaagden spiertonus in de homolaterale extremiteiten. Hiermede stellen wij ons op het standpunt van TEN CATE. Tevens wordt ons nu de sterke ontwikkeling der lob bij den mensch begrijpelijk: door den gang op twee beenen worden aan den spiertonus der achterste extremiteiten veel hoogere eischen gesteld dan bij de viervoeters het geval is. Hiermede in overcenstemming is het feit dat speciaal de lobus biventer bij den mensch een grooten omvang heeft. Deze lob is n.l. met de pyramis verbonden, welke sublobulus vele spino-cerebellaire vezelen ontvangt. Op haar beurt ontspringen deze in de cellen van de zuil van CLARKE, welke, volgens de onderzoekingen van SCHACHERL, een ontwikkeling, parallel verloopend met de mogelijkheid der verschillende dieren om zich gedurende korten tijd of continu op de achterste extremiteiten te verheffen, doormaakt.

De vraag rijst nu hoe de paraflocculus met de phylogenetisch oude loopbewegingen te maken kan hebben, daar deze lob tot het neocerebellum behoort. Het antwoord hierop is dat blijkens de histologie het betreffende cerebellumdeel zoowel in het pyramidale motorische systeem als in het extra pyramidale systeem, dat de „Prinzipalbewegungen” van MUNK reguleert, een rol vervult.

Resumeerend kunnen wij thans zeggen dat de paraflocculus bijdraagt tot het in stand houden van den optimalen spiertonus in de homolaterale extremiteiten, zoowel gedurende het uitvoeren der principieele acties als gedurende het volvoeren van phylogenetisch jonge bewegingen (welke uiteraard bij den mensch meer op den voorgrond treden).

Naast de hier vermelde leverden onze onderzoekingen nog de volgende resultaten op. In hoofdstuk I homologiseerden wij met den lobus anterior der subprimaten de lingula, het ala lobuli centralis, en den lobus quadrangularis anterior van den mensch. Met den lo-

bulus simplex, den lobus quadrangularis posterior van het menschelijk cerebellum, het crus primum met den lobus semilunaris superior, het crus secundum met den lobus semilunaris inferior, terwijl de lobus paramedianus bij den mensch vertegenwoordigd wordt door den lobulus gracilis. Wij kwamen tot deze conclusies op gelijke wijze als voor den paraflocculus beschreven is.

In hoofdstuk II onderscheidden wij de *primaire* groeve in het cerebellum van de *secundaire*, een onderscheid, dat waarschijnlijk in verband met de door ons beschouwde zijden van onderzoek mogelijk niet zonder belang kan zijn.

In het cerebellum der Cetaceeën meenen wij alle principiële onderdeelen der kleine hersenen der sub-primaten terug te hebben gevonden. Het basale deel wordt ingenomen door flocculus, paraflocculus en lobus paramedianus.

De hier verkregen resultaten zijn van belang voor de physiologie wanneer men dit ziet in het licht van de theorie van BOLK dat er een verband bestaat tusschen bepaalde deelen der kleine hersenen en bepaalde bewegingsmogelijkheden, met andere woorden: wanneer men meent dat een topografisch-functioneele localisatie in het cerebellum bestaat. Onze eindconclusie is dat men zich tot nu toe de „localisatie volgens BOLK” te eng gedacht heeft. Zeer zeker heeft het crus secundum met den achterpoot te maken en het crus primum met de voorste extremititeit. Daarnaast echter bezitten andere lobi de mogelijkheid om deze functies der crura „aan te vullen” of vicarieerend voor hen op te treden. Als zoodanig noemen wij den lobulus simplex — in welke lob wij behalve een „halscentrum”, eveneens een „voorpootcentrum” meenden aan te kunnen toonen — en den lobus paramedianus, welke behalve met de spieren van de romp eveneens met die van de extremiteiten gecorreleerd is.

Tenslotte meenen wij dat het crus secundum eveneens met de rompmusculatuur in relatie staat.

De overdekking van de diverse „correlatiegebieden” maakt het tevens zeer waarschijnlijk dat, na laesie eener lob, andere deelen der kleine hersenen de functie van dezen lobus overnemen.

SUMMARY.

To inquire after the specific function of any particular minor part of the central nervous system is, in essence, incorrect; the different formations are interwoven to such a degree into one organic whole that it would be erroneous to study any one of them quite apart from the others, the organism as a whole being more than the sum of its component parts. In order, therefore, to obtain a clearer insight into the role played by a given structure in the function of the central nervous system as such, it is necessary to investigate, together with the structure in question, also those organically connected with it. This implies that physiologic experiment alone can never give us a sufficiently full understanding of the task of the entire organism; for this purpose, anatomy is indispensable. Both fields of study are intimately interconnected; this is shown especially clearly when we consider the structure of the central nervous system in the light of neurobiotaxis. We should finally bear in mind that, particularly in the branch of science treated of in the present work, i.e. that dealing with the correlations existing between the structure of the cerebellum and the general build of the body, natural experiment has not only equal rights with physiologic experiment, but is, indeed, far superior to the latter in point of exactness.

Both from the physiology and from the anatomy of a given formation conclusions may be drawn which, when synthetized, may yield important results.

It is on the basis of these considerations that we have set ourselves the task of more closely investigating the paraflocculus. That this investigation would have to be primarily anatomical hardly needs comment when we reflect that it is precisely the anatomy of the paraflocculus which is so uncertain; as is shown, amongst other things, by the fact that we cannot locate it either in the neo- or in the paleo-cerebellar system, and also by the varying nomenclature of this lobe (lobus flocculi, formatio vermicularis, flocculus, pars tonsillaris).

We accordingly started with a comparative anatomic investigation (Chapter I), the result of which was the conclusion that the para-flocculus should be homologized with the lobus biventer and the tonsilla. The reasons for this conclusion are the following. We found that, in the sub-primates, the para-flocculus is connected both with the pyramis and with the uvula, which connexion is plainly visible macroscopically. Now in the primates the tonsilla can be proved to be connected with the uvula, and the lobus biventer with the pyramis. In addition to this the lobus biventer and the tonsilla form together one unit as was clearly evident from the ramifications of the arbor vitae. In the fibre-preparation, the lobus biventer proved to be connected with the pons by means of strong strands of nerve fibres — as in the case of the para-flocculus dorsalis — whereas similar strands are not found in the tonsilla, which fact corresponds to our findings in the ventral peduncle of the para-flocculus. Finally, the relation of the arbor ramifications of the lobus biventer and the tonsilla to the entire arbor picture was identical with that of the medullary rays of the para-flocculus with respect to the arbor vitae of the subprimates.

With this, therefore, we closely approach the opinion of BOLK, which is shared by RILEY, i.e. that the tonsilla and lobus biventer form a unit which is the homologue of the para-flocculus.

As this view of the matter is in contradiction with that according to which the para-flocculus is found again, in main, in the form of the "Nebenflocculus HENLE", we attempted to test the result obtained, as described above, with the aid of embryologic material. This investigation is described in Chapter II. It now appeared that in the embryology of the para-flocculus, on the one hand, and in that of the lobus biventer and the tonsilla, on the other hand, the development of these parts follows exactly the same paths, which is a further argument for the homology of these lobes¹⁾.

The implications following from the above are important; they are, (1) that the para-flocculus is phylogenetically young; (2) that this lobe is, in man, of considerable size; (3) that its size is greater according as the animal concerned is organized on a higher level.

¹⁾ Subsequent investigation revealed the fact that the „Nebenflocculus" is a phylogenetically old structure, and entirely belongs to the flocculus.

and 4) that the lobe moreover shows a tendency to grow in the direction of the pyramis and the uvula.

BOLK (1908) is of the opinion that the paraflocculus is correlated with the musculature of the tail. He bases his opinion on the fact that the cetaceae possess a large tail, whilst the cerebellum of these animals, according to this author, is characterized by a paraflocculus of such volume that it occupies practically the entire basal half of the cerebellum.

The problem is of some importance to us, especially if we consider the facts in the light of the result we were able to obtain, as described in Chapters I and II, namely the fact that tailless man possesses a strongly developed paraflocculus.

We now examined the cerebellum of the cetaceae. As object for comparison served the cerebellum of the polar bear. We chose this as our starting point because this organ appeared to us the most suitable one in view of the — for that matter, still uncertain — phylogeny of the cetaceae. With the aid of the arbor picture we succeeded in finding the pyramis and uvula in various animals of the order of the cetaceae. It was then found that, to the first-named sublobulus, a lobe is attached, which we later considered to be the paraflocculus; a lobe much smaller than is generally assumed, but of the same characteristic shape with which we are familiar in the sub-primates. The fact that this lobe is in reality the paraflocculus was made clear, in our opinion, by the arbor picture, the relation between the different sulci, and because we were able to prove that the name given to one of these, i.e. sulcus parafloccularis, is based on a misconception. For it does not divide the paraflocculus from the rest of the cerebellar hemisphere — in which case the term in question would be justified — but forms the boundary between what we consider to be the lobus paramedianus and the rest of the lobus ansatus. The identity of this sulcus with the sulcus parafloccularis being thus far considered as established, it would follow that the basal part of the cerebellum was believed to consist merely of the paraflocculus. We believe this to be incorrect, since the sulcus in question is not the sulcus parafloccularis.

The paraflocculus of the cetaceae is small in size. With this, its correlation with the tail is disposed of.

INGVAR (1918), in his exhaustive monography, has made a pro-

found study of certain problems connected with the lobe which we are here discussing. Thus, he mentions that birds possess a para-flocculus. This point, too, is of the greatest importance to our own investigations, since, in Chapters I and II, we believed to have proved that this lobe belongs to the neocerebellum; in other words, that it does not exist in the cerebellum of birds, as these animals, as far as is known, possess only the phylogenetically old part of the cerebellum. Moreover, if the para-flocculus were, in fact, to be found in the cerebellum of birds, then this would cast an interesting light upon the contribution of this lobe to the total function of the cerebellum, in view of the motility of these animals.

We now directed our investigations to all afferent and efferent pathways in the cerebellum, and were finally able to conclude that the cerebellum of birds is composed exclusively of phylogenetically old structures, from which it follows that it does not contain a para-flocculus. It is true that [the lateral extensions of the pyramis and the uvula may be seen to stretch across the auricle — the fact on which INGVAR bases his above-mentioned opinion — but there is this essential difference from the para-flocculus, that the latter has a tendency to grow towards the pyramis and the uvula, whereas, in birds, on the contrary, these sublobuli develop from median to lateral. We are unable to say what is the cause of this, and the investigation of this problem does not come within the scope of our studies.

An explanation, however, might be found of the fact that the para-flocculus grows in the direction of the pyramis and the uvula, if we consider this to be a neurobiotactic phenomenon, i.e. that the peduncles of the para-flocculus grow towards the vermis under the influence of stimuli received from the latter.

This aspect of the question brings us to its hodologic side (Chapter V). We examined the fibrous relations with the aid of the MARCHI-preparations of para-flocculus-rats and of myelinization preparations, being finally guided by the results of examinations of the atrophic cerebella of various animals. Our conclusions were as follows: the para-flocculus receives most of its stimuli from the pons, and in addition also many from the pyramis a few from the uvula. These latter are very probably connected with the spino-cerebellar pathways, from which many nerve fibres go to the pyramis, and

fewer to the uvula¹). This assumption might also find support in the observation of INGVAR, who succeeded in following up a number of fibres from the dorsal spino-cerebellar tract as far as the paraflocculus. Besides those mentioned here, there is also the olivo-cerebellar system as an important afferent pathway for stimuli to the paraflocculus, which stimuli originate in the neo-encephalic part of the oliva inferior.

Proceeding now to the efferent tracts, we mention in the first place the short fibres going to the neo-cerebellar part of the dentate nucleus, which transmits the stimuli to the red nucleus, the anterior part of the ventral nucleus of the thalamus and the corpus subthalamicum. Besides this, however, we were able to follow up MARCHI-degeneration, from the cortex of the paraflocculus, along the uninjured dentate nucleus, as far as the red nucleus and the thalamus ventralis. Finally, there are the intracerebellar association-systems with which the lobe in question is organically connected. In this connexion the paraflocculus transmits and receives stimuli to and from the flocculus, as well as receiving them from the lobus anso-paramedianus²). The connections with the vermis we have already mentioned.

It is evident from the above data that the paraflocculus is entirely a part of the neo-cerebellum, a fact which is the more evident because neither the primary nor the secondary n. *VIII* fibres finish in this lobe.

In Chapter VI we deal with the physiology of the paraflocculus in the rat. In this our results correspond for the major part to those previously obtained by TEN CATE (1926), i.e. that the behaviour of the animals operated upon was marked by the following features: in walking, a sudden sagging of the homolateral legs, followed by an immediate return to normal. In addition to this we observed that the animal made roundabout movements and that the legs sagged on the same side, also when standing still (which was evident, amongst other things, from the homolateral eye being lower than the other one); further, dysmetry, (manifested in violent

¹) In agreement with this is the fact that the dorsal peduncle is more strongly developed than the pars ventralis paraflocculi.

²) This is the lobe of which the lobus ansatus and the lobus paramedianus form the component parts.

forward-backward swinging on a lath), and reduced postural resistance in the extremities on the side operated. Finally, the raising reflex from the homonymous lateral position was disturbed.

The results considered thus far have been correlated in Chapter VII. In our opinion the phenomena observed in the paraflocculus-rat are the result of a reduced muscular tone in the homolateral extremities. In this we share the view of TEN CATE. At the same time fresh light is shown on the strong development of the paraflocculus in man, in whom, owing to his bipedal gait, the posterior extremities are subject to far greater demands than those of the quadrupeds. In agreement with this is also the fact that the lobus biventer is large in size especially in man, this lobe being connected with the pyramis, which sublobulus receives many spinocerebellar fibres. The latter in their turn, originate in the cells of the column of CLARKE, which, according to the investigations of SCHACHERL, is developed in different animals to a varying extent according as they are able to raise themselves for a shorter or longer time on their hind legs.

The question arises in what way the paraflocculus can be connected with phylogenetically old walking movements, since this lobe is part of the neo-cerebellum. The answer to this is that hodo-logy shows that the cerebellar part plays a role both in the pyramidal motoric system and in the extra-pyramidal system, which regulates the "Prinzipalbewegungen" ("essential movements") of MUNK.

Summarizing, we may say that the paraflocculus contributes to the maintenance of optimal muscular tone in the homolateral extremities, both during the essential movements and during the execution of more subtle movements — which latter, of course, are more especially important in man.

Apart from what is described above, our investigations yielded the following results. In Chapter I we have homologized, with the lobus anterior of the sub-primates, the lingula, the ala lobuli centralis and the lobus quadrangularis posterior in the human cerebellum; the crus primum with the lobus semilunaris superior, and the crus secundum with the lobus semilunaris inferior, whilst the lobus parame-dianus is represented, in man, by the lobus gracilis. These con-

clusions we arrived at in the same way as that described in the case of the paraflocculus.

In Chapter II we make a distinction between the *primary* and the *secondary* sulcus, which distinction may probably be of importance in connection with part of our investigations which we have been discussing.

We believe we have succeeded in recognizing, in the cerebellum of the cetaceae, all essential parts of the cerebella of the subprimates, the basal part being occupied by the flocculus, paraflocculus and lobus paramedianus.

The results obtained by this investigation are of importance to physiologic science if viewed in the light of BOLK's theory on a relation existing between certain parts of the cerebellum and certain possibilities of movement; in other words, if we believe that there exists, in the cerebellum, a topographic-functional localization.

Our final conclusion is that our conception of "localization according to BOLK" has hitherto been too restricted in its scope. Certainly; the crus secundum has to do with the hind-leg, and the crus primum with the foreleg but in addition to this, other lobes possess the faculty of "filling gaps" in this function of the crura, or acting as their delegates. Among these we may mention the lobus simplex (in which lobe we believe to have found, apart from a "neck-centre", also a "foreleg-centre"), and the lobus paramedianus, which is correlated not only with the trunk muscles but also with those of the extremities.

Finally, we are of opinion that the crus secundum is also connected in some way with the musculature of the trunk.

Moreover, overlapping of the various "correlation regions" renders it probable that upon lesion of one lobe, other parts of the cerebellum take over the function of the injured lobe.

ZUSAMMENFASSUNG.

Man macht einen prinzipiellen Fehler, wenn man nach der Funktion eines bestimmten kleinen Teiles des Zentralnervensystems fragt; denn die verschiedenen Formationen des letzteren sind dermassen zu einem Ganzen verwebt, dass es nicht richtig ist, eine dieser Formationen völlig gesondert von den anderen zu betrachten; der Organismus ist mehr als die Summe der einzelnen Teile. Um einen näheren Einblick in den Anteil zu erhalten, den eine bestimmte Struktur an der Funktion des Zentralnervensystems als solche hat, ist es also notwendig, neben der Untersuchung des betreffenden Teiles die mit diesem Teile zusammenhängenden Strukturen einer Betrachtung zu unterziehen. Dies bringt mit sich, dass zum Erlangen eines Einblicks in die Aufgabe dieses Ganzen das physiologische Experiment allein keineswegs genügt; die Anatomie kann hier nicht entbehrt werden. Beide Gebiete hängen aufs engste mit einander zusammen, was hier im besonderen näher deutlich wird, wenn man den Aufbau des Zentralnervensystems im Lichte der Neurobiotaxis sieht. Schliesslich erinnere man sich, wie, speziell auf dem Gebiete, das von uns in dieser Abhandlung betreten ist, das Gebiet von Korrelationen zwischen dem Bau des Kleinhirns und dem Körperbau, das Naturexperiment sich nicht allein neben das physiologische Experiment stellt, sondern sich zugleich in Feinheit weit über dasselbe erhebt.

Sowohl aus der Physiologie als aus der Anatomie einer bestimmten Formation können Schlüsse gezogen werden, welche, als Synthese, schliesslich bedeutsame Ergebnisse zeitigen können.

Diese Erwägungen leiteten uns, als wir uns zur Aufgabe stellten, etwas Näheres über den Paraflocculus zu erfahren. Dass die Anatomie bei der Untersuchung dieses Hirnlappens vorangehen musste, bedarf keiner näheren Erläuterung, wenn man bedenkt, dass gerade die Anatomie dieses Hirnteiles sehr unsicher ist, ein Umstand, der sich u.a. in der Tatsache widerspiegelt, dass man den Paraflocculus nicht sicher in eines der beiden Kleinhirnsysteme, das neo- und das paläo-zerebellare System, unterzubringen weiss, und der ebenfalls aus der verschiedenen Nomenklatur des Lobus

(Lobus flocculi, Formatio vermicularis, Flocculus, Pars tonsillaris) erhellt.

So begannen wir denn mit der vergleichenden anatomischen Untersuchung (Kapitel I), die zu dem Ergebnis führte, dass wir glauben, den Paraflocculus mit dem Lobus biventer und der Tonsille homologisieren zu müssen. Wir kamen zu dieser Folgerung auf Grund des Nachstehenden. Es zeigte sich uns, dass bei den Subprimaten der Paraflocculus mit der Pyramis und der Uvula verbunden ist. Diese Verbindung ist makroskopisch deutlich sichtbar. Bei den Primaten lässt sich nun feststellen, dass die Tonsille mit der Uvula und der Lobus biventer mit der Pyramis zusammenhängt.

Daneben bilden Lobus biventer und Tonsille eine Einheit, wie aufs deutlichste aus den Verästelungen des Arbor vitae hervorging. Der Lobus biventer war im Flockenpräparat durch starke Faserbündel mit dem Pons verbunden, ebenso wie dies mit dem Paraflocculus dorsalis der Fall ist, während dergleichen Faserbündel nicht bei der Tonsille gefunden werden, was mit unseren Befunden beim ventralen Schenkel des Paraflocculus übereinstimmt. Schliesslich war das Verhalten der Arborverästelungen des Lobus biventer und der Tonsille in bezug auf das ganze Arborbild demjenigen der Markstrahlen des Paraflocculus in bezug auf den Arbor vitae des Subprimaten identisch.

Hiermit nähern wir uns also sehr der Ansicht BOLK's, die von RILEY geteilt wird, dass die Tonsille das Homologon des Paraflocculus sein dürfte.

Da diese Ansicht mit derjenigen strittig ist, derzufolge der Paraflocculus beim Menschen als der „Nebenflocculus HENLE“ wieder gefunden wird, versuchten wir, das obenerhaltene Resultat näher an embryologischem Material zu prüfen. Diese Untersuchung ist in Kapitel II beschrieben. Es ergab sich nun, dass die Embryologie des Paraflocculus einerseits und des Lobus biventer und der Tonsille andererseits die Entwicklung dieser Teile längs genau denselben Bahnen erfolgen lässt, welcher Umstand ebenfalls zugunsten der Homologie der Lobi spricht ¹⁾.

¹⁾ Bei einer anderen Untersuchung stellte sich heraus, dass der „Nebenflocculus“ phylogenetisch alt ist und ganz zum Flocculus gehört.

Die sich hieraus ergebenden Konsequenzen sind bedeutsam. Es sind folgende: 1. dass der Paraflocculus phylogenetisch jung ist; 2. dass dieser Lobus beim Menschen eine erhebliche Grösse hat; 3. dass dieser Lobus um so grösser wird, je höher organisiert das betrachtete Tier ist, und 4. dass der Lobus dabei eine nach der Pyramis und der Uvula gerichtete Wachstumstendenz aufweist.

BOLK (1908) ist der Ansicht, dass der Paraflocculus mit der Muskulatur des Schwanzes korreliert ist. Er gründet dies auf die Tatsache, dass die Zetazeen einen grossen Schwanz besitzen, während das Kleinhirn dieser Tiere durch einen Paraflocculus gekennzeichnet sein soll, der einen so grossen Umfang hat, dass er fast die ganze basale Hälfte des Kleinhirns einnehmen soll.

Das hier angeregte Problem ist wichtig für unseren Zweck, um so mehr, wenn wir einen oder den anderen Punkt im Lichte des Resultates sehen, das wir in den Kapiteln I und II erreichten, nämlich dass der schwanzlose Mensch einen stark entwickelten Paraflocculus besitzt.

Danach wurde das Kleinhirn der Zetazeen von uns untersucht. Als Vergleichungsobjekt diente das Kleinhirn des Eisbären. Wir wählten dieses Kleinhirn als Ausgangspunkt, da uns dasselbe am geeignetsten schien, in Zusammenhang mit der — übrigens noch immer unsicheren — Phylogenie der Zetazeen. Mit Hilfe des Arborbildes gelang es uns, bei verschiedenen Tieren aus der Ordnung der Zetazeen die Pyramis und die Uvula zu finden. Es zeigte sich nun, dass sich an den erstgenannten Sublobulus ein Lobus heftet, der sehr viel kleiner ist, als man im allgemeinen annimmt, jedoch die charakteristische Form, wie sie bei den Subprimaten vorkommt, noch deutlich besitzt. Dass dieser Lobus wirklich der Paraflocculus ist, erhellte unseres Erachtens aus dem Arborbild, dem Verhältnis der verschiedenen Furchen untereinander und aus dem Umstande, dass es uns gelang, den Nachweis zu erbringen, dass die bisher mit den Namen Sulcus parafloccularis bezeichnete Furche diesen Namen zu Unrecht trägt. Sie trennt nämlich nicht den Paraflocculus von dem Rest der Kleinhirnhemisphäre, in welchem Falle obengenannte Nomenklatur berechtigt wäre, sondern sie bildet die Grenze zwischen dem von uns als Lobus paramedianus betrachteten Lappen und dem Rest des Lobus ansatus. — Da man bisher die Identität der hier betrachteten Furche mit dem Sulcus parafloccularis für

feststehend hielt, ergab sich hieraus die Meinung, dass der basale Teil des Kleinhirns von dem Paraflocculus gebildet werde. Unseres Erachtens ist dies falsch, da die genannte Furche nicht der Sulcus parafloccularis ist.

Der Paraflocculus der Zetazeen hat nur eine geringe Grösse; hiermit wird die Korrelation mit dem Schwanz hinfällig.

In seiner ausgedehnten Monographie geht INGVAR (1918) tief auf Probleme ein, welche mit dem von uns betrachteten Lobus zusammenhängen. Er vermeldet u.a., dass die Vögel einen Paraflocculus besitzen. Auch dieser Punkt ist für uns von grösster Bedeutung, da wir in den ersten beiden Kapiteln glaubten, feststellen zu können, dass der Lobus zum Neocerebellum gehört, mit anderen Worten nicht in dem Kleinhirn der Vögel zu finden sein werde, da diese Tiere, soweit bekannt, nur den phylogenetisch alten Teil des Kleinhirns besitzen. Ausserdem: Wenn der Paraflocculus wirklich im Kleinhirn der Vögel zu finden wäre, würde dies ein interessantes Licht auf den Beitrag des Lobus zu der Funktion des Kleinhirns als solche werfen, im Hinblick auf die Motilität dieser Tiere. Unsere Untersuchung betraf nun alle an- und abführende Systeme des Zerebellums. Schliesslich konnten wir folgern, dass das Vogelkleinhirn ausschliesslich aus alten Strukturen zusammengesetzt ist. Hieraus folgt, dass im Kleinhirn dieser Tiere kein Paraflocculus vorkommt. Allerdings sieht man die seitlichen Ausläufer von Pyramis und Uvula sich über die Aurikel erstrecken. INGVAR basiert hierauf seine oben vermeldete Ansicht; doch es besteht diesbezüglich ein prinzipieller Unterschied zum Paraflocculus, und zwar dieser, dass letztgenannter Lobus die Tendenz besitzt, nach Pyramis und Uvula hin zu wachsen, während sich beim Vogel diese Sublobuli gerade von median nach lateral entwickeln. Die Ursache dieser Erscheinung kennen wir nicht, und übrigens liegt das Untersuchen dieses Problems ausserhalb unseres Arbeitsfeldes.

Welche Ursache jedoch dem Wachstum des Paraflocculus nach der Pyramis und der Uvula zugrunde liegt, könnte dadurch erklärt werden, dass wir dies als eine neurobiotaktische Erscheinung betrachten, d.h. dass die Schenkel des Paraflocculus nach dem Wurm hin wachsen unter Einfluss von Impulsen, welche sie hieraus empfangen.

Dieses letztere führt uns nun zu der Hodologie (Kapitel V).

Die Faserverhältnisse verfolgten wir an Hand der MARCHI-Präparate unserer Paraflocculusratten, an Myelinisierungspräparaten, während schliesslich uns die Ergebnisse von Untersuchungen atrophischer Kleinhirne verschiedener Tiere als Leitfaden dienten.

Unsere Schlüsse waren die folgenden: der Paraflocculus empfängt die meisten Impulse aus dem Pons, daneben auch Reize aus der Pyramis (viele) und der Uvula (weniger). Sehr wahrscheinlich stehen diese letzteren in Zusammenhang mit den spino-zerebellaren Bahnen, welche viele Fasern nach der Pyramis und weniger Fasern nach der Uvula senden ¹⁾. Dies könnte näher durch die Beobachtung INGVAR's gestützt werden, der einige Fasern vom Tractus spino-cerebellaris dorsalis bis in den Paraflocculus verfolgen konnte. Neben den hier genannten Bahnen besteht das olivo-zerebellare System als ein wichtiger afferenter Weg für Reize nach dem Paraflocculus. Diese Impulse gehen vom neencephalen Teile der Oliva inferior aus.

Nunmehr zu den efferenten Bahnen übergehend, nennen wir an erster Stelle die kurzen Fasern nach dem neozerebellaren Teil des Nucleus dentatus. Dieser Kern sendet die Reize nach dem Nucleus ruber, dem vorderen Teile des ventralen Thalamuskerns und dem Corpus subthalamicum. Daneben jedoch konnten wir MARCHI-Degeneration verfolgen von der Rinde des Paraflocculus aus längs dem — nicht lädierten — Zahnkern nach dem Nucleus ruber und dem Thalamus ventralis. — Schliesslich nennen wir die intrazerebellaren Assoziationssysteme, in welche der betreffende Lobus geschaltet ist. In diesem Zusammenhange empfängt der Paraflocculus Impulse aus dem Flocculus und sendet er Reize nach diesem; daneben empfängt er Impulse aus dem Lobus ansoparamedianus ²⁾. Die Verbindungen mit dem Wurm nannten wir oben schon.

Aus diesen Daten erhellt, dass der Paraflocculus ganz und gar zum Neozerebellum gehört, was noch näher durch die Tatsache betont wird, dass weder primäre noch sekundäre N. VIII-Fasern in dem Lobus endigen.

In Kapitel VI betrachteten wir die Physiologie der Paraflocculus

¹⁾ Hiermit stimmt die Tatsache überein, dass der dorsale Schenkel stärker als die Pars ventralis paraflocculi entwickelt ist.

²⁾ Dies ist der Lobus, welchen Lobus ansatus und Lobus paramedianus zusammen bilden.

bei der Ratte. Unsere Resultate stimmten grossenteils mit Wahrnehmungen überein, die TEN CATE (1926) früher bei der Katze gemacht hatte, nämlich dass sich bei den operierten Tieren folgende Erscheinungen zeigten: während des Gehens ein plötzliches Einknicken der homolateralen Extremitäten, worauf eine unmittelbare Wiederherstellung des normalen Gebrauches folgte. Daneben konstatierten wir einen Manegegang und ein Einknicken der Beine an derselben Seite, auch wenn sich das Tier im Ruhe befand, (was u.a. mehr in einem niedrigeren Stande des homolateralen Auges zum Ausdruck kam), Dysmetrie, die sich in heftigen, von vorn nach hinter gerichteten Schwankungen auf einer Latte und in einem verminderten Stütztonus der Extremitäten an der operierten Seite offenbarte. Schliesslich war der Aufrichtreflex von der homolateralen Seitenlage aus gestört. Die bisher betrachteten Resultate brachten wir in Kapitel VII mit einander in Zusammenhang. Die konstatierten Phänomene bei der Paraflocculusratte sind unseres Erachtens die Folge eines erniedrigten Muskeltonus in den homolateralen Extremitäten. Hiermit stellen wir uns auf den Standpunkt TEN CATES. Zugleich wird uns nun die starke Entwicklung des Lobus beim Menschen verständlich: Durch den Gang auf zwei Beinen werden an den Muskeltonus der hinteren Extremitäten viel höhere Anforderungen gestellt als dies bei den Vierfüssern der Fall ist. Hiermit steht die Tatsache in Übereinstimmung, dass im besonderen der Lobus biventer beim Menschen einen grossen Umfang hat. Dieser Lobus ist nämlich mit der Pyramis verbunden, die viele spino-zerebellare Fasern empfängt. Ihrerseits entspringt dieses Bündel in den Zellen der CLARKESchen Säule, die nach den Untersuchungen SCHACHERL's eine Entwicklung erfährt, welche der Möglichkeit der verschiedenen Tiere sich während kurzer Zeit oder ununterbrochen auf die Hinterextremitäten zu erheben, parallel verläuft.

Es erhebt sich nun die Frage wie der Paraflocculus etwas mit den phylogenetisch alten Gehbewegungen zu tun haben kann, da dieser Lobus zum Neozerebellum gehört. Die Antwort hierauf ist diese, dass laut der Hodologie der betreffende Kleinhirnteil sowohl in den pyramidalen motorischen System, als in den extra-pyramidalen System, das die „Prinzipalbewegungen“ MUNK's reguliert, eine Rolle erfüllt.

Zusammenfassend können wir jetzt sagen, dass der Paraflocculus zur Instandhaltung der optimalen Muskeltonus in den homolateralen Extremitäten beiträgt, sowohl während der Prinzipalbewegungen als während des Ausführens feiner Bewegungen, (welche naturgemäss beim Menschen mehr in den Vordergrund treten).

Neben den hier vermeldeten Resultaten zeigten unsere Untersuchungen noch die folgenden Ergebnisse. In Hauptsache homologisierten wir mit dem Lobus anterior der Subprimaten die Lingula, die Ala lobuli centralis und den Lobus quadrangularis anterior des Menschen, mit dem Lobulus simplex den Lobus quadrangularis posterior des menschlichen Zerebellums, das Crus primum mit dem Lobus semilunaris superior, während das Crus secundum beim Menschen durch den Lobulus gracilis repräsentiert wird. Wir kamen zu diesen Folgerungen in derselben Weise wie dies für den Paraflocculus beschrieben ist.

In Kapitell II unterschieden wir die *primäre* Furche von der *sekundären*, eine Unterscheidung, die wahrscheinlich in Zusammenhang mit den von uns betrachteten Seiten der Untersuchung nicht ohne Bedeutung sein dürfte.

Im Kleinhirn der Zetazeen glauben wir alle prinzipiellen Teile des Zerebellums der Subprimaten wiedergefunden zu haben. Der basale Teil wird vom Flocculus, Paraflocculus und Lobus paramedianus eingenommen.

Die hier erhaltenen Resultate sind von Bedeutung für die Physiologie, wenn man diese im Lichte der Theorie BOLK's sieht, dass ein Zusammenhang zwischen bestimmten Teilen des Kleinhirns und bestimmten Bewegungsmöglichkeiten besteht, mit anderen Worten, wenn man glaubt, dass eine topographisch-funktionelle Lokalisation im Zerebellum besteht.

Unsere Schlussfolgerung ist, dass man sich bisher die „Lokalisation nach BOLK“ zu eng gedacht hat. Fraglos liegen Beziehungen zwischen dem Crus secundum zum Hinterbein und zwischen dem Crus primum zu der vorderen Extremität vor. Daneben aber besitzen andere Lobi die Möglichkeit, diese Funktionen der Crura „zu ergänzen“ oder vikariierend für sie aufzutreten. Als solche nennen wir den Lobulus simplex, in welchem wir ausser einem „Halszen-

trum" ebenfalls ein „Vorderbeinzentrum" glaubten nachweisen zu können, den Lobus paramedianus, der ausser mit den Muskeln des Rumpfes ebenfalls mit denjenigen der Extremitäten korreliert ist.

Schliesslich glauben wir, dass das Crus secundum ebenfalls mit der Rumpfmuskulatur in Verbindung steht.

Die Überdeckung der verschiedenen „Korrelationsgebiete" macht es zugleich sehr wahrscheinlich, dass, nach Läsion eines Lobus, andere Teile des Kleinhirns die Funktion dieses Lobus übernehmen.

RÉSUMÉ.

C'est une erreur fondamentale que de se demander ce qu'est la fonction d'une petite subdivision déterminée du système nerveux central. Les différentes formations, en effet, sont tellement tissées en un tout unique que l'on ne saurait s'occuper de l'une d'elles tout-à-fait indépendamment des autres, l'organisme est plus que la somme de ses parties distinctes. Il est donc nécessaire que, pour se former un aperçu de la part que prend une structure déterminée à la fonction du système nerveux central comme tel, on entreprenne, outre l'étude de la partie intéressée, celle des structures qui sont en connexion avec elle. Ceci implique que l'expérience physiologique est loin de suffire à elle seule pour donner une idée de l'ensemble et que l'anatomie ne saurait se négliger ici. Ces deux domaines dépendent aussi étroitement que possible l'un de l'autre, ce qui prend ici une évidence toute particulière, quand on considère la construction du système nerveux central à la lumière de la neurobiotaxie. Il faut se souvenir en définitive combien, tout spécialement sur le terrain que nous étudions dans ce traité, terrain des corrélations entre la construction du cervelet et la construction de l'organisme, l'*experimentum naturae* non seulement figure à côté de l'expérience physiologique, mais qu'il le dépasse de beaucoup en finesse.

La physiologie, et tout aussi bien, l'anatomie d'une formation déterminée permettent de tirer des conclusions, dont il est possible de retirer finalement d'importants résultats de synthèse.

Ces considérations nous ont incité à entreprendre la tâche de chercher à préciser nos connaissances sur le paraflocculus. Il est inutile de dire qu'il fallait tout d'abord s'occuper de l'anatomie de ce lobe, laquelle est encore si incertaine, ainsi que le révèle, entre autres, le fait que l'on ignore où le paraflocculus doit être placé dans le système néo-cérébelleux ou dans le système paleo-cérébelleux, et ce qui ressort, de même, des différentes dénominations qu'on lui attribue (*lobus flocculi*, *formatio vermicularis*, *flocculus*, *pars tonsillaris*).

C'est ainsi que nous avons d'abord entrepris une étude anatomo-

mique de comparaison (Chapitre I), dont nous pensons qu'elle eut pour résultat de nous faire homologuer le paraflocculus avec le lobe biverter et l'amygdale. Cette conclusion est basée sur ce qui suit: nous avons constaté que, chez les subprimates, le paraflocculus est relié au pyramis et à l'uvula. Cette liaison est nettement visible macroscopiquement. Or, l'on peut déterminer, chez les primates, que l'amygdale est en connexion avec l'uvula et le lobe biverter avec le pyramis. — De plus, le lobe biverter et l'amygdale forment une unité, ce que révèlent très évidemment les ramifications de l'arbre de vie. — Nous avons constaté dans la préparation de lambeaux dissociés que le lobe biverter est relié à la protubérance par de robustes faisceaux de fibres — comme c'est le cas aussi pour le paraflocculus dorsal — tandis que l'on ne trouve point ces faisceaux quand il s'agit de l'amygdale, ce qui concorde avec nos observations en ce qui concerne le bras ventral du paraflocculus. Enfin, le rapport des ramifications arborescentes du lobe biverter et de l'amygdale, quant à l'ensemble de l'image de l'arbre, est identique à celui des rayons médullaires du paraflocculus envers l'arbre de vie du sub-primate.

Nous nous rapprochons ainsi fortement de l'opinion de BOLK, que partage RILEY, à savoir: l'amygdale serait l'homologue du paraflocculus.

Cette opinion étant en contradiction avec celle selon laquelle le paraflocculus se retrouve chez l'homme comme „Nebenflocculus HENLE", nous avons comparé de plus près le résultat obtenu avec le matériel embryologique. Cette étude est décrite au chapitre II. Elle nous a révélé que, d'un côté, l'embryologie du paraflocculus et, de l'autre, celle du lobe biverter et de l'amygdale suit le développement de ces parties exactement par les mêmes voies, ce qui plaide de même en faveur de l'homologie des lobes ¹⁾.

Il en découle d'importantes conséquences: 1e. le paraflocculus est phylogénétiquement jeune, 2e. le lobe a, chez l'homme, une grandeur notable, 3e. le lobe est d'autant plus grand que le sujet observé est d'organisation plus élevée, et 4e. le lobe présente une tendance à la croissance dirigée vers le pyramis et l'uvula.

BOLK (1908) est d'avis que le paraflocculus est en corrélation

¹⁾ D'autres recherches nous ont appris que le „Nebenflocculus" est phylogénétiquement ancien et qu'il appartient complètement au flocculus.

avec la musculature de la queue. Il se base en ceci sur le fait que les Cétacés possèdent une grande queue tandis que le cervelet de ces animaux serait caractérisé par un paraflocculus de grand volume, qui occuperait à peu près toute la partie basale du cervelet.

Le problème a pour nous de l'importance, d'autant plus que nous voyons ces choses à la lumière du résultat mentionné aux chapitres I et II, à savoir: l'homme, sans queue, possède un paraflocculus fortement développé.

Nous avons examiné le cervelet des Cétacées. Nous avons pris comme objet de comparaison le cervelet d'un ours blanc, partant de cet organe parce qu'il nous a semblé le plus apte à notre étude, en rapport avec le phylogénie des Cétacées, d'ailleurs encore incertaine. À l'aide de l'image de l'arbre, nous avons réussi à trouver, chez divers animaux de l'ordre des Cétacées, l'uvula et le pyramis. Or il s'est révélé qu'il y a, fixé à ce dernier, un lobe que nous avons considéré plus tard comme le paraflocculus et qui est beaucoup plus petit qu'on ne l'admet généralement; ce lobe, toutefois, a nettement encore la forme que nous connaissons comme caractéristique chez les subprimates. À notre avis, il est rendu tout-à-fait évident que ce lobe est réellement le paraflocculus, par: l'image de l'arbre de vie, les rapports mutuels des diverses fosses et le fait que nous avons réussi à démontrer que la fosse nommée jusqu'ici *sulcus parafloccularis* porte ce nom à tort. En effet, elle ne sépare pas le paraflocculus du reste de l'hémisphère cérébelleux (dans lequel cette nomenclature serait à sa place), mais elle forme la limite entre le lobe, que nous considérons comme le lobe paramédianus, et le reste du lobe ansatus. Du moment que, jusqu'à présent, l'identité de la fosse dont nous nous occupons en ce moment avec le *sulcus parafloccularis* était considérée comme certaine, il s'en suit que l'on croyait que la partie basale du cervelet était formée par le paraflocculus. À notre avis, ceci est une erreur, puisque la fosse précitée n'est pas le *sulcus parafloccularis*.

Le paraflocculus des Cétacées est de petit volume. Ceci anéantit la corrélation avec la queue.

INGVAR s'est occupé à fond, dans son ample monographie (1918), des problèmes qui sont en connexion avec le lobe qui nous intéresse. Il communique, entre autres, que les oiseaux possèdent un paraflocculus. Ce point est de même pour nous de grande importance, parce

que nous pensons avoir déterminé, dans les deux premiers chapitres, que le lobe appartient au *neocerebellum*; en d'autres termes: il est impossible de le trouver chez les oiseaux, parce que ces animaux ne possèdent, pour autant qu'on le sache, que la partie phylogénétiquement ancienne du cervelet. A côté de cela; s'il y avait réellement chez les oiseaux un *paraflocculus*, ceci éclairerait d'une manière intéressante la contribution du lobe à la fonction du cervelet, à cause de la motilité de ces animaux. Or, nos recherches se rapportaient à tous les systèmes adducteurs et abducteurs du cervelet. Nous avons réussi, enfin, à déterminer, que le cervelet des oiseaux se compose exclusivement d'anciennes structures. Il s'en suit qu'il n'y a point dans leur cervelet de *paraflocculus*. Il est vrai que l'on voit les prolongements latéraux du *pyramis* et de l'*uvula* s'étendre sur l'*auricule* (INGVAR base son opinion précitée sur ce fait), mais il y a en ceci une différence fondamentale avec le *paraflocculus*, celle, notamment, que ce dernier a la tendance à croître vers le *pyramis* et l'*uvula*, tandis que, chez les oiseaux, ces sublobules se développent justement de la médiane vers la latérale. Nous en ignorons la cause, la solution de ce problème n'entre pas dans le cadre de notre étude.

La cause que siège à la base de la croissance du *paraflocculus* vers le *pyramis* et l'*uvula*, serait explicable en ce que nous considérons ce fait comme un phénomène neurobiotactique, c'est-à-dire que les bras du *paraflocculus* croissent vers le vermis sous l'influence de l'impulsion qu'ils reçoivent de ce dernier.

Ceci nous amène à l'hodologie (Chapitre V). Nous avons étudié les rapports des fibres à l'aide de préparations de MARCHI de nos rats du *paraflocculus* et de préparations de myélinisation; de plus, nos recherches sur des cervelets atrophiques de différents animaux nous ont servi de fil conducteur. Nous avons posé les conclusions suivantes: le *paraflocculus* reçoit la plupart de ses impulsions de la protubérance et aussi du *pyramis* (beaucoup) et de l'*uvula* (moins). Ces dernières sont très probablement en rapport avec les voies spinocérébelleuses qui envoient de nombreuses fibres vers le *pyramis*, et moins de fibres vers l'*uvula*¹⁾. Ceci pourrait s'appuyer plus

¹⁾ Ceci concorde avec le fait que le bras dorsal est plus fortement développé que la partie ventrale du *paraflocculus*.

fortement encore sur l'observation d'INGVAR, qui suivit quelques fibres du faisceau dorsal spinocérébelleux jusque dans le paraflocculus. À côté du système ici nommé, le système olivo-cérébelleux forme une importante voie afférente d'excitations vers le paraflocculus. Ces impulsions partent de la partie néocéphalique de l'olive inférieure.

Passant maintenant aux voies afférentes, nous nommerons en premier lieu les fibres courtes qui vont vers la partie néocérébelleuse du noyau dentelé. Ce dernier envoie des excitations vers le noyau rouge, la partie antérieure du noyau ventral du thalamus et le corps sous-thalamique. Nous avons réussi, de plus, à suivre la dégénération de MARCHI à partir de l'écorce du paraflocculus, le long du noyau dentelé intact vers le noyau rouge et le thalamus ventral. Finalement, citons les systèmes d'association intra-cérébelleux, auxquelles est enchaîné le lobe impliqué. Dans ce rapport, le paraflocculus reçoit des impulsions du flocculus et il lui envoie des excitations; il reçoit ensuite des impulsions du lobe anso-paramedianus¹⁾. Nous avons déjà cité plus haut les liaisons avec le vermis.

Ces données montrent que le paraflocculus appartient complètement au néocérébellum, ce qu'accroît encore le fait qu'il ne se termine dans ce lobe aucune fibre n° VIII, ni primaires, ni secondaires.

Nous avons étudié, au chapitre VI, la physiologie du paraflocculus chez le rat. Nos résultats concordent en grande partie avec ceux que TEN CATE a obtenus autrefois ('26) chez le chat, à savoir: chez les animaux opérés, on a constaté les symptômes suivants: un subit affaissement des pattes homolatérales pendant la marche, affaissement suivi d'un rétablissement immédiat. Ensuite, il se produisait un mouvement de manège et les pattes s'affaissaient au même côté, même quand l'animal était au repos (ce qui s'exprimait, entre autres, par la position plus basse affectée par l'œil homolatéral); dysmétrie, se manifestant par de très fortes oscillations en d'avant en arrière sur une latte, une diminution du tonus de sustentation des extrémités au côté opéré. Enfin, il y avait un trouble du réflexe de relèvement lors de situation couchée sur le côté homolatéral.

¹⁾ Ce lobe est formé par le lobe ansatus et le lobe paramédianus.

Les résultats considérés jusqu'ici ont été rapporté les uns aux autres au chapitre VII. Les phénomènes constatés chez le rat du paraflocculus sont, à notre avis, le résultat d'une diminution du tonus musculaire des extrémités homolatérales. Nous nous plaçons ainsi sur le point de vue de TEN CATE. Nous comprenons en même temps le fort développement du lobe chez l'homme; la marche sur deux jambes pose au tonus musculaire des extrémités postérieures des exigences beaucoup plus élevées que ce n'est le cas chez les animaux que marchent à quatre pattes. Le fait que le lobe biventer a, chez l'homme, un grand volume, correspond à ce fait. Ce lobe, en effet, est relié au pyramis, sublobule recevant de nombreuses fibres du faisceau spino-cérébellaire dorsal. A son tour, ce faisceau jaillit des cellules de la colonne de CLARKE, laquelle subit, selon les recherches de SCHACHERL, un développement dont le cours est parallèle à la possibilité qu'ont les différents animaux de se dresser durant un court laps de temps, ou de façon continue, sur les extrémités postérieures.

La question surgit de savoir comment le paraflocculus peut avoir affaire aux mouvements de marche phylogénétiquement anciens, puisqu'il appartient au néocervelet. La réponse est que, selon ce que nous apprend l'hodologie, la partie impliquée du cervelet remplit un rôle dans le système motorique pyramidal tout comme dans le système extra-pyramidal, qui règle les „Prinzipalbewegungen" de MUNK.

Nous pouvons, en résumé, dire maintenant que le paraflocculus contribue au maintien du tonus musculaire optimal dans les extrémités homolatérales, durant les „Prinzipalbewegungen" tout aussi bien que durant l'exécution de mouvements fins (naturellement, chez l'homme, plus en premier plan).

Outre ce qui est communiqué ici, nos recherches ont donné de plus, les résultats suivants. Au chapitre I, nous avons, chez les subprimates, homologué avec le lobe antérieur: la lingula, l'ala lobuli centralis, le lobe quadrangulaire antérieur de l'homme. Avec le lobule simple: le lobe quadrangulaire postérieur de cervelet humain; le crus primum avec le lobe semi-lunaire supérieur; le crus secundum avec le lobe semi-lunaire inférieur, tandis que le lobe paramedianus est représenté, chez l'homme, par le lobule gracilis.

Nous avons tiré ces conclusions de la façon décrite quant au paraflocculus.

Au chapitre II, nous distinguons la fosse *primaire* de la fosse *secondaire*, différenciation qui en rapport avec les faces du problème que nous avons considérées, a vraisemblablement de l'intérêt.

Nous croyons avoir retrouvé toutes les subdivisions fondamentales du cervelet des subprimates dans le cervelet des Cétacées. La partie basale en est occupée par le flocculus, le paraflocculus et le lobe paramedianus.

Les résultats que nous avons obtenus sont importants au point de vue de la physiologie, lorsqu'elle considère, à la lumière de la théorie de BOLK, qu'il existe un rapport entre des parties déterminées du cervelet et des possibilités déterminées de mouvement, en d'autres termes: si l'on est d'avis qu'il y a dans le cervelet une localisation fonctionnelle topographique. Notre conclusion définitive est que, jusqu'à présent, on se représente trop étroitement la „localisation selon BOLK". Le crus secundum a sûrement affaire avec la patte postérieure, et le crus primum avec l'extrémité antérieure. Toutefois, à côté de cela, d'autres lobes, possèdent la possibilité de „compléter" cette fonction des crura, ou d'agir pour eux en sens vicariant. Comme tels, nous citons le lobule simplex (dans lequel nous pensons avoir démontré, outre l'existence d'un „centre cervical", celle d'un „centre de la patte antérieure"), le lobe paramedianus lequel est en corrélation non seulement avec les muscles du tronc, mais aussi avec ceux des extrémités.

Finalement, nous pensons que le crus secundum est de même en relation avec la musculature du tronc. Le façon dont les divers „territoires de corrélation" se recouvrent mutuellement, rend de plus très vraisemblable que, après lésion de l'un des lobes, d'autres parties du cervelet se chargent de sa fonction.

LITERATUUR.

- ABBIE, A. A., The Brainstem and Cerebellum of Echidna. — Phil. Transact. Roy. Soc. London. B. 224, I, 1934.
- ALLEN, W. R., Distribution of the Fibres originating from the different basal cerebellar Nuclei. — Journ. Comp. Neurol. Vol. 36 No. 4, p. 399, 1924.
- ANDERSON, R. F., Cerebellar distribution of the dorsal and ventral spino-cerebellar tracts in the white rat. — Journ. of Comp. Neurol. 79, p. 415, 1943.
- ANDRÉ, THOMAS, La Fonction cérébelleuse. — Paris, Doin & Fils. 1911
- ANTON, G., Ueber ein Fall von Kleinhirnmangel enz. — Neurol. Centralblatt, p. 1082, 1903.
- BABINSKY, J. ET TOURNAY, A., Les symptômes des maladies du cervelet etc. XVII International Congress of Medicine, London, 1913.
- BAKKER, S. P., Klinisch-anatomisch onderzoek over atrophia olivo-ponto-cerebellaris. — Diss. Amsterdam 1922.
- BÁRÁNY, R., Beziehungen von vestibular Apparat und Cerebellum. — Monatschr. f. Ohrenheilkunde und Laryngo-Rhinologie, 1911.
- Idem, Beziehungen zwischen Bau und Funktion des Kleinhirns. — Wiener Klin. Wochenschr. 44, S 1737, 1912.
- Idem, Untersuchungen über die Funktion des Flocculus am Kaninchen. — Jahrbücher f. Psych. u. Neurol., Festschrift Wagner von Jauregg., 1914.
- Idem, Die Bedeutung der Associationszellen im Kleinhirn. — Zentralblatt f. Ohrenheilk. und Rhino-Laryngologie. Bd. 14, S. 161, 1916.
- Idem, Theoretisches zur Funktion der Bogengänge und speciell des Flocculus beim Kaninchen. — Nordisk Tidskrift för Oto-Rhino-Laryngologi, Bd. II, Nr. 4, S. 458, 1917.
- BARENNE, J. G. DUSSER DE, Die Funktionen des Kleinhirns. — Handbuch d. Neurologie des Ohres. Bd. I, S. 589, 1923.
- Idem, Sur l'eccitation artificielle du cervelet. — Arch. Néerl. de Physiol., Bd. 7, p. 112, 1922.
- BECK, G. M., The cerebellar terminations of the spino-cerebellar fibres of the lower lumbar and sacral segments of the cat. — Brain, Vol. L, part 1, p. 60—98, 1927.
- BERGMARK, Ueber die sensorische Bahnen in Oblongata und Pons. — Svenska Läkareällkapets Handl. Bd. 42, 1916.
- BERLINER, K., Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte des Kleinhirns. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. 66, S. 220—269, 1905.
- BIEMOND, A., Die Projektion des Brücke auf das Kleinhirn. — Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam. 34, p. 1196—1200, 1931.
- Idem, Anatomische Untersuchung über das Kleinhirn enz. — Acta Psych. et Neur. Vol. VII, 3, p. 761, 1932.

- BING, R., Die Bedeutung der spino-cerebellare Systeme. — Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. p. 250, 1907.
- BINNERTS, A., Over localisatie van functies in het cerebellum. — Diss. Amsterdam, 1908.
- BOGAERT, L. VAN et DALLEMAGNE, M. J., Etude anatomo-clinique d'une atrophie cérébelleuse enz. — Journ. Belge de Neurol. et de Psych. No. 7 et 8, 1943.
- BOLK, L., Hoofddlijnen der vergelijkende anatomie van het cerebellum der Zoogdieren enz. — Psychiatr. en Neurol. Bladen No. 3, bladz. 2, 1902.
- Idem, Over de physiologische beteekenis van het cerebellum. — Erven Bohn, Haarlem. 1903.
- Idem, Das Cerebellum der Säugetiere. — Erven Bohn, Haarlem. 1906.
- Idem, Over functielocalisatie in de kleine hersenen. — Ned. Tijdschr. v. Geneesk. No. 25, p. 1969, 1908.
- BOLK, L., On the development of the Cerebellum in Man. I. — Proc. Kon. Acad. v. Wetensch., Amsterdam, Mei 27th. 1905.
- Idem, Idem, II. Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam, Juni 24, 1905.
- BOTTERELL & FULTON, Functional localisation of the cerebellum of primates. III Lesions of the hemispheres. — Journ. comp. Neurol. (to appear).
- BREMER, F., Contribution à l'étude de la physiologie du cerebellum. La fonction inhibitrice du paleo-cerebellum. — Comptes rendus des séances de la Société de Biologie. Tome LXXXVI, p. 955, 1922.
- Idem, Le cervelet. — Traité de Physiologie, T. 10, p. 39, 1935.
- Idem, Discussion du rapport de M. M. Brouwer et Biemond sur: Les affections parenchymateuses du cervelet etc. — Deuxième Congrès Hollando-Belge de Neurol. et de Psych. Gand et Bruxelles, Sept. 1938.
- BRADLEY, O. Ch. On the Development and Homology of the mammalian cerebellar fissures. — Journ. Anat. & Physiol. Vol. 37, pp. 112—130 en 221—240, 1903.
- Idem, The mammalian cerebellum; its lobes and fissures. — Journ. Anat. & Physiol. Vol. 38, p. 448, 1904.
- Idem, The mammalian cerebellum: its lobes and fissures. — Journ. Anat. & Physiol. Vol. 39, p. 99, 1905.
- BRINKBOK, G. C. F., Anatomische beschouwingen naar aanleiding van twee gevallen van gekruiste cerebro-cerebellaire atrophie. — Diss. Amsterdam 1941.
- BRODAL, A., Experimentelle Untersuchungen über retrograde Zellveränderungen enz. — Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Bd. 166, H. 4, S. 646, 1939.
- Idem, Experimentale Untersuchungen über die Lokalisation der olivo-cerebellaren Verbindungen. — III Congres Neurol. internat. Copenhagen. 1939.
- Idem, Modification of Gudden method for study of cerebral localisation. — Arch. of Neurol., Vol. 43, p. 46—58, 1940.
- Idem, Experimentelle Untersuchungen über die olivo-cerebellare Lokalisation. — Zeitschr. d. ges. Neurol. und Psych. 169, S. 1, 1940.
- Idem, Die Verbindungen des Nucleus cuneatus externus mit dem Kleinhirn. — Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Bd. 171, S. 267, 1941.

- Idem, Noen nyere data fra cerebellum anatomi og fysiologi. — Nordisk medicin, 15, p. 2365, 1942.
- BROMAN, I., Normale und abnormale Entwicklung des Menschen. — Bergmann, Wiesbaden, 1911.
- BROUWER, B., Über Hemiatrophia neocerebellaris. — Arch. f. Psych. u. Nervenkrankh. 51, S. 539, 1912.
- Idem, Über das Kleinhirn der Vögel enz. — Folia neuro-biol. VII, Nr. 4—5, S. 349, 1913.
- Idem, Anatomische Untersuchungen über das Kleinhirn des Menschen. — Psych. en Neurol. Bladen No. 1, p. 104, 1915.
- Idem, Über Hemiatrophia neocerebellaris. — Arch. f. Psych. u. Nervenkrankh. 23, p. 192, 1919.
- Idem, Familial olivo-ponto-cerebellar Hypoplasie in Cats. — Psych. en Neurol. Bladen, No. 3 en 4, p. 1—16, 1934.
- Idem, Cerebellar Hypoplasie in Cats without muscular Hypotonia. — Acta neuropathologica in honorem Ludovici Puusepp. IX, p. 236, 242, 1935.
- BROUWER, B. en BIEMOND, A., Les affections parenchymateuses du cervelet et leur signification au point de vue de l'anatomie et de la physiologie de cet organe. — Journ. Belge de Neurol. et de Psych. No. 9, p. 691, 1938.
- BROUWER, B. und COENEN, L., Über die Oliva inferior. — Journ. f. Psychol. u. Neurol. 25, p. 52, 1919.
- Idem, Untersuchungen über das Kleinhirn. — Psych. en Neurol. Bladen. 25, p. 201, 1921.
- BRUGGEN, J. v. d., Over den invloed van cerebrale kinderparalyse op cerebellum en pyramidebaan. — Diss. Groningen, 1929.
- BRUN, R., Zur Kenntnis der Bildungsfehler des Kleinhirns. — Schweizer Archiv. f. Neurol. u. Psych. Vol. II, III, 1, S. 48, 1918.
- Idem, Das Kleinhirn. III. Physiologie. — Schw. Archiv f. Neurol. u. Psych. Vol. XVIII, XIX, 2, S. 323, 1926.
- Idem, Das Kleinhirn. Anatomie, Physiologie, Entwicklung. — Schw. Archiv f. Neurol. u. Psych. Vol. XVI, XVII, 2, S. 183, 1925.
- Idem, Das Kleinhirn. — Schw. Archiv f. Neurol. u. Psych. Vol. VII, 42, 1927.
- BÜRGI, E., Reizung und Ausschaltung des Brachium conjunctivum. I. — Helvetica Physiologica et Pharmacologica, Acta, Vol. 1, Fasc. 3, 1943.
- Idem, Idem, II. — Helv. physiol. et pharmacol. Acta, Vol. 1, Fasc. 4, 1943.
- CATE, J. TEN, Contribution à la localisation fonctionnelle dans le cervelet. Le paraflocculus. — Arch. Néerl. de Physiol. Bd. 10, H. 1, p. 24, 1926.
- Idem Contribution à la localisation fonctionnelle dans le paraflocculus du cervelet chez le chat. Examen microscopique. — Arch. Néerl. de Physiol. Bd. 11, H. 2, p. 223, 1926.
- Idem, Beiträge zur vergleichende Physiologie des Kleinhirns. IV. Die chemische Reizung des Kleinhirns der Selachier. — Arch. Néerl. de Physiol. Tome XVI, p. 6, 1931.
- Idem, Beiträge zur vergleichende Physiologie des Kleinhirns. V. Weitere Ver-

- suche am Kleinhirn der Haifische. — Arch. Néerl. de physiol. Tome XVI, p. 21, 1931.
- CORNWALL, Cerebro-cerebellar agenesis in its relation to cerebellar function. — The Cerebellum, Vol. VI, Assoc. f. Res. in Nerv. and Mental. Dis. Baltimore. p. 463, 1929.
- CHRISTOMANOS en SCHOLZ, Klinische Beobachtungen und pathologisch—anatomische Befunde am Zentralnervensystem mit Thiophen vergifteter Hunde. — Zeitschr. f. Neurol. 144, 1, p. 20, 1932.
- COBB, S., A case of cerebellar Aplasia in a cat. — Arch. of Neurol. and Psych. Vol. 19, p. 931, 1928.
- COMOLLI, A., Il cervelletto dei Mammiferi e la sua divisioni. — Riv. mensile Sci. Natur. „Natura“, I, H. 1, 1910.
- Idem, Per una nuova divisione del cervelletto dei mammiferi. — Arch. ital. Anat. 9, H 3, 247, 1910.
- DOW, R. S., The relation of the Panaflocculus to the movements of the Eye. — Am. Journ. of Phys. 113, p. 296—298, 1935.
- Idem, The fiber connections of the posterior parts of the cerebellum in the rat and cat. — Journ. Comp. Neurol. LXIII, p. 527, 1936.
- Idem, The effects of removal of vestibular parts of the cerebellum in primates. — Am. Journ. of Phys. 119, p. 298, 1927.
- Idem, The efferent connections of the Flocculo-nodular lobe in Macaca mulatta. — Journ. Comp. Neurol. 68, p. 297, 1938.
- Idem, The Effects of Lesions in the vestibular part of the Cerebellum of Primates. — Arch. of Neurol. and Psych. 40, p. 500, 1938.
- Idem, The electrical activity of the cerebellum and its functional significance. — Journ. of Physiol. 94, p. 67, 1938.
- Idem, Partial agenesis of the cerebellum in dogs. — Journ. of comp. Neurol. 72, p. 569, 1940.
- Idem, The evolution and anatomy of the cerebellum. — Biological reviews. Vol. 17, p. 179, 1942.
- DEMOLE, V., Structure et connections des Noyaux dentelés. — Arch. Suisses de Neurol. et de Psych., Vol. XX, p. 271 en idem Vol. XXI, p. 73, 1927.
- EDINGER, L., Über die Einteilung des Cerebellums. — Anat Anzeiger 35, S. 319, 1909.
- Idem, Über die Entwicklung des Cerebellums. — Anat. Anzeiger, Bd. XXXV, S. 319, 1910.
- Idem, Über das Kleinhirn und den Statotonus. — Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 45, S. 300, 1912.
- EDINGER, L., Idem. — Zentralblatt f. Physiol. 26, p. 618, 1913.
- Idem, Zur Funktion des Kleinhirns. — Deutsche Med. Wochenschr. 39, No. 14, p. 633, 1913.
- FERRARO, A. e BARRERA, S. E., The nuclei of the posterior funiculi in Macacus Rhesus. — Arch. of Neurol. and Psych. 33, p. 262, 1935.
- Idem, The posterior column fibres and their termination in Macacus Rhesus. — Journ. Comp. Neurol. 62, p. 507, 1935.

- Idem. Differential features of „cerebellar” and „vestibular” Phenomena in *Macacus rhesus*. — *Arch. of Neurol. and Psychiatry* 39, p. 902, 1938.
- FERRARO and DAVIDOFF, Effects of fragmentary and complete extirpation of cerebellum in a cat. — *Arch. of Neurol. and Psych.* 26, p. 1—22, 1931.
- FINLEY, K. H., An anatomical study in familial olivo-ponto-cerebellar hypoplasia in cats. — *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam Vol. XXXVIII No. 8*, p. 922—931, 1935.
- FLATAU, E. und JACOBSON, Vergleichende Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere. 1. Macroscop. Teil. — Berlin 1899.
- FRENKEL, B., Die Kleinhirnbahnen der Taube. — *Bull. de l'académie des Sciences de Cracovie*. S. 123. Juin 1909.
- FULTON, J. F. and DOW, R. S., The cerebellum: A summary of functional localisation. — *Yale Journ. of Biol. and Medicine*. Vol. 10, No. 1, p. 89, 1937.
- GEHUCHTEN, A. VAN, La voie centrale des noyaux des cordons postérieures. — *Le Névraxe IV*, p. 3, 1903.
- Idem. Les pédoncules cérébelleux supérieurs. — *Le Névraxe VII*, p. 31, 1906.
- GOLDSTEIN, K., Das Kleinhirn. — *Handbuch d. normalen und patholog. Physiol.* Bd. 10, S. 222—317, 1927.
- GREY, E., On localisation of function in the canine cerebellum. — *Journ. nerv. and mental disease* 43, no. 2, p. 105, 1916.
- GROEBBELS, F., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Labyrinth und Kleinhirn. — *Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk.* 107, p. 154, 1928.
- Idem. Die Wirkung von Kleinhirnläsionen und ihre anatomisch-physiologische Analyse. — *Arch. f. d. ges. Physiol.* 221, p. 15, 1928.
- GRÜNWARD, H. F., Zur vergleichende Anatomie der Kleinhirnnarbe. — *Arb. Neurol. Inst. Wien*, Vol. X, S. 368, 1903.
- GULDBERG, G. A., Über das Central Nervensystem der Bartenwale. — *Forhandl. i Videnskasselskapet in Christiania*, 1885.
- HAUSMAN, L., The comparative morphology of the cerebellar vermis enz. — *The cerebellum*. Vol. VI Ass. f. Res. in Nerv. and Ment. Dis., p. 193, Baltimore, 1929.
- HORSLEY, V. en MACNALT, A. S., On the cervical spinobulbar and spinocerebellar tracts and on the question of topographical representation in the cerebellum. — *Brain* 32, p. 237, 1909.
- HALLER, G., Ueber das Kleinhirn der Säugetiere und des Menschen. — *Morphologisches Jahrbuch* Bd. 66, S. 532, 1931.
- HAYASHI, M., Einige wichtige Tatsachen aus den ontogenetischen Entwicklung des menschlichen Kleinhirns. — *Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk.* Bd. 81, S. 74, 1924.
- HERRICK, C. J., Origin and evolution of the cerebellum. — *Arch. of Neurol.* 11, p. 621, 1924.
- Idem, The internal structure of the midbrain and Thalamus of *Necturus*. — *Journ. Comp. Neur.* 28, 1917.

- HINES, M., The Brain of *ornithorhynchus anatinus*. — Philos. Transact. Roy. Soc. London. Vol. 217, Series B.p. 155, 1929.
- HIS, Die Entwicklung des menschlichen Gehirns. — Hirzel, Leipzig, 1904.
- HITZIG, E., Untersuchungen zur Physiologie des Kleinhirns. — Ges. Abhandl. H. 2, S. 391, 1904.
- HOCHSTELLER, F., Zur Entwicklung des menschlichen Kleinhirns. — Verhandlungen Zool.-Botan. Gesellschaft. Wien, Bd. 74—75. S. 272, 1924.
- HOEVELL, J. J. L. D. van, De kernen der kleine hersenen. — Verslagen Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Deel XXIV, p. 1485, 1916.
- HOHMAN, L. B., The efferent connections of the cerebellar cortex. — Research Publ. of the Assoc. for Research in Nerv. and Ment. Disease. Vol. VI, p. 445, 1929.
- HOLMES, G., Acute cerebellar Injuries. — Brain Vol. 40, p. 461, 1917.
- Idem. The cerebellum of Man. — Brain Vol. 62, p. 1, 1939.
- HOLMES, G. and STEWART, T. G., Study of fourty cerebellar tumours. — Brain, Vol. 27, p. 118, 1904.
- HORSLEY, V. and CLARKE, R. H., On the intrinsic fibres of the cerebellum, its nuclei and its efferent tracts. — Brain 28, p. 13, 1905.
- HOSHINO, Acta Oto-laryngol. Supp. Bd. 2, S. 1921.
- HULTKRANTZ, J. W. Gehirnpräparation mittels Zerkleinerung. — Berlin, 1929.
- INGVAR, S., Zur Phylo- und Ontogenese des Kleinhirns. — Folia Neuro. Biol. Bd. 11, S. 205, 1918.
- Idem. On cerebellar localisation. — Brain 46, H. 3, p. 391, 1923.
- JANSEN, J., Experimental studies on the intrinsic fibers of the cerebellum. I The arcuate fibers. — Journ. Comp. Neurol. Vol. 57, p. 369, 1933.
- JANSEN, J. and BRODAL, A., Experimental studies on the intrinsic fibers of the cerebellum; cortico-nuclear projection. — Journ. comp. Neurol. Vol. 73, p. 267, 1940.
- Idem. Experimental studies on the intrinsic fibers of the cerebellum. — Avhandl. Utgitt av des Norske Videnskaps Akademi i Oslo. Mat. — Naturas Klasse No. 3, 1942.
- JACOB, A., Zum Problem d. Morphol. und function. Gliederung des Kleinhirns. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. 105, S. 217, 1928.
- Idem. Das Kleinhirn. — Handbuch d. micr. Anatomie des Menschen, Bd. 4, Teil 1, S. 674, 1928.
- KAPPERS, C. U. ARIËNS, Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. — Bohn, Haarlem, 1921.
- Idem. Evolution of the Nervous System. — Bohn, Haarlem, 1929.
- Idem. The migration of the motor cells of the bulbar V, VI and VII in the series of vertebrates. — Verh. Kon. Akad. v. Wetensch. B. 16, 1910.
- KAPPERS, C. U. ARIËNS, HUBER, G. C. and CROSBY, E. C., The comparative Anatomy of the nervous system of Vertebrates, including Man. — Macmillan, New York, 1936.
- KARPLUS, J. P. und SPITZER, A., Experim. Läsionen an der Gehirnbasis. — Obersteiners Festschrift (Arb. a. d. Neurol. Inst. Wien), S. 348, 1907.

- KELLER, A. D., ROY, R. S. and CHASE, W. P., Extirpation of the neocerebellar cortex without eliciting so-called cerebellar signs. — *Am. Journ. of Physiol.* 118, p. 720, 1937.
- KLEYN, A. DE en MAGNUS, Über die Unabhängigkeit der Labyrinthreflexe vom Kleinhirn und über die Lage der Zentren für die Labyrinthreflexe im Hirnstamm. — *Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 178, S. 124, 1920.
- KOOY, F.H., The inferior olive in Vertebrates. — *Diss. Groningen*, 1916.
- Idem. The inferior olive in Cetacea. — *Folia Neuro-Biol.* Bd. 11, S. 647, 1918.
- KOSTER, S., Twee gevallen van hypoplasia ponto-neocerebellaris. — *Diss. Amsterdam*, 1925.
- Idem. Two cases of hypoplasia ponto-neocerebellaris. — *Acta psych.* 1, p. 47, 1926.
- KRAAN, P. C., Experimenteel onderzoek omtrent het centraal mechanisme van de onthenseningstijfheid enz. — *Diss. Leiden*, 1939.
- KRAUSE, F., Über eine Verbindung des sensibelen Vagus und Glossopharyngeus mit dem Cerebellum. — *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam*, Vol. 33, p. 1082, 1930.
- KUITHAN, Entwicklung des Kleinhirns bei Säugetiere. — *Münch. Med. Abh.* Bd. 7, H. 6, S. 1, 1895.
- KUZUME, G., Experimentell-anatomische Untersuchungen inneren und äusseren Verbindungen des Flocculus und den Kleinhirnrkerne u.s.w. — *Folia Anat. Japon.* Bd. 4, H. 2, S. 76, 1926.
- LANGELAAN, J. W., Over den bouw en verrichtingen der kleine hersenen. — *Ned. Tijdschr. v. Geneesk.* No. 20, p. 1374, 1907.
- Idem, On congenital Ataxia in a Cat. — *Verhandelingen Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam* XIII, 3, 1907.
- Idem, On the Development of the external form of the human Cerebellum. — *Brain*, Vol. XLII, part II, p. 130, 1919.
- LARSELL, O., The cerebellum of *Triturus torosus*. — *Journ. Comp. Neurol.* 53, p. 1, 1931.
- Idem, The development of the cerebellum in *Amblystoma*. — *Journ. Comp. Neurol.* 54, p. 357, 1932.
- Idem, The cerebellum of reptiles: Chelonians and alligator. — *Journ. Comp. Neurol.* 56, p. 299, 1933.
- Idem, Morphology and Evolution of the Cerebellum. — *Arch. of Neurol. and Psych.* Vol. 31, p. 373, 1934.
- Idem, Development and morphology of the Oposum pouch Young. — *Journ. Comp. Neurol.* 63, p. 65, 1935.
- Idem, Development of the cerebellum of the Opossum. Adult. — *Journ. comp. Neurol.* 63, p. 25, 1936.
- Idem, The cerebellum. A Review and Interpretation. — *Arch. of Neurol. and Psych.* 38, p. 580, 1937.
- Idem, Comparative Neurology and Present Knowledge of the Cerebellum. — *Bulletin of the Minnesota Medical Foundation* vol 5, p. 73, 1945.
- LARSELL, O. and BERTHELSDORF, V., Ansuparamedian lobule of the cerebellum

- and its correlation with the limb muscle masses. — *Journ. Comp. Neurol.* 75, p. 315, 1941. *Gecit. n.: Berichte d. ges. Physiol. Band 129, p. 199, 1942.*
- LARSELL, O. and DOW, R. S., Development of the Cerebellum in the Bat enz. — *Journ. comp. Neurol.* Vol. 62, p. 443, 1935.
- Idem, The cerebellum. A new Interpretation read before the Neurol. Section — *Am. Med. Ass. San Francisco*, June 14, 1938.
- LEWANDOWSKY, M., Untersuchungen über die Leitungsbahnen des Truncus cerebri. — *Fisher, Jena*, 1904.
- LÖWY, R., Zur Frage der superfiziellen Körnerschichten und Markscheidenbildung des Kleinhirns. — *Obersteiners Arbeiten Bd. XVIII, S. 253, 1910.*
- Idem, Über die Faseranatomie und Physiologie der *Formatio vermicularis cerebelli*. — *Arb. d. Neurol. Inst. Wien. Bd. 21, S. 359, 1916.*
- MAGNUS, *Arch. f. d. ges. Physiol.* 178, S. 124, 1920.
- MARBURG, O., Die Anatomie des Kleinhirns. — *Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk.* 81, S. 8, 1923.
- Idem, Entwicklungsgeschichte, makroskopische und mikroskopische Anatomie des Nervus cochlearis, vestibularis und Kleinhirns u.s.w. — *Handbuch der Neurologie des Ohres, Bd. I, S. 175, 1923.*
- MARÉCHAL, P., *L'olive bulbaire*. — *Doin & Cie, Paris*, 1934.
- MASUDA, N., Über das Brückengrau enz. — *Monakows Arb. Heft XI, S. 1, 1914.*
- MILLS, C. K. and WEISENBURG, T. H., Cerebellar symptoms and cerebellar Localisation. — *Journ. Am. Med. Assoc.* 63, p. 1813, 1914.
- MOLLARET, P. et ROBIN, V., *Maladie héréditaire du chien etc.* — *Revue neurologique, Tome II, p. 671, 1930.*
- MOLLARET, P., ROBIN et BERTRAND, I., *Maladie héréditaire du chien etc.* — *Revue Neurol. Tome I, p. 172, 1933.*
- MUSKENS, L. J. J., Over degeneraties in het Centraal Zenuwstelsel na wegname van den flocculus cerebelli. — *Versl. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam 13, I, p. 267, 1904.*
- Idem, Degeneration in the nervous system after removal of the flocculus cerebelli. — *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam, Vol. VII, p. 282, 1904.*
- Idem, Studies on the maintenance of the equilibrium of motion enz. — *Journ. of Physiol. Vol. XXXI, p. 204, 1904.*
- Idem, Anatomical research about cerebellar connections. — *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch., Amsterdam, Vol. VIII, p. 563, 1905.*
- Idem, Anatomical research about cerebellar connections. — *Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. Amsterdam, Vol. IX, p. 819, 1907.*
- Idem, Das supra-vestibuläre System enz. — *Amsterdam*, 1934.
- Idem, Beiträge zur Anatomico-Physiologie der unteren Olive. — *Anat. Anzeiger No. 23—24, S. 369, 1934.*
- MUSSEN, A. T., Experimental Investigations on the Cerebellum. — *Brain vol. 50, p. 313, 1927.*

- Idem, Idem. — Research Public. Assoc. f. Research in Nerv. and Mental Disease. Vol. 6, p. 381, 1929.
- Idem, The Cerebellum. — Arch. of Neurol. and Psych. Vol. 24, p. 913, 1930.
- Idem, The cerebellum. Its classification based on reactions to stimulation. — Arch. of Neurol. and Psych. Vol. 23, p. 411, 1930.
- NAITO, I., Zur Myelinisation des Kleinhirns. — Arb. Neurol. Inst. Wien. Bnd. 24, s. 252, 1923.
- PROBST, M., Zur Anatomie und Physiologie des Kleinhirns. — Arch. f. Psych. B. 35, S. 692, 1902.
- Idem, Experimentelle Untersuchungen über die Anatomie und Physiologie der Leitungsbahnen des Gehirnstammes. — Arch. f. Anat. Suppl. B. S. 147, 1902.
- RANSON, S. W. and INGRAM, W. R., The diencephalic course and termination of the medial lemniscus and the brachium conjunctivum. — Journ. comp. Neurol. LVI, 257, 1932.
- RIESE, W., Über die Markreifung im Kleinhirn. — Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Bd. 94, H. 5, S. 629, 1925.
- RILEY, A., The Mammalian cerebellum. — Arch. of Neurol. and Psych. Vol. 20, No. 5, p. 895, 1928.
- Idem, The arbor vitae and the folial pattern of the mammalian cerebellum. — The Cerebellum, p. 37, Baltimore, 1929.
- Idem, The Lobules of the Mammalian Cerebellum and cerebellar nomenclature. — Arch. of Neurol. and Psych. Vol. 24, No. 2, p. 227, 1930.
- RUMPF, Th., Beiträge zur pathol. Anatomie des Centralen Nervensystems. — Arch. f. Psych. Bd. 16, S. 410, 1885.
- ROTHMAN, M., Über die elektrische Erregbarkeit des Kleinhirns und ihre Leitung zum Rückenmark. — Neurol. Zentralblatt 29, No. 20, S. 1084, 1910.
- Idem, Die Funktion des Mittellappens des Kleinhirns. — Monatschr. f. Psych. u. Neurol. Bd. 34, H. 5, S. 399, 1913.
- Idem, Die Symptome der Kleinhirnrkrankheiten und ihre Bedeutung. — Monatschr. f. Psych. u. Neurol. Bd. 35, H. 1, S. 43, 1914.
- RUSSELL, J. S. R., Experimental researches into the functions of the cerebellum. — Phil. Transact. Roy. Soc. London. B., 185, p. 819, 1894.
- Idem, Defective development of the Central nervous system in the cat. — Brain, Vol. 18, p. 37, 1895.
- RIJNBEEK, G. VAN, Tentativi di localizzazioni funzionali nel cervelletto, nota I: Il lobulo semplice. — Arch. di Fisiol. 1, H. 5, S. 569, 1904.
- Idem, Over functioneele localisatie in het cerebellum. Experimenteele en critische bijdragen. — Verhandelingen Bataafsch Genootschap Rotterdam II, s. 611, bldz. 1—56, 1906.
- Idem, Idées actuelles et derniers travaux concernant les fonctions du cervelet. — Arch. néerl. Physiol. 10, p. 155, 1925.
- Idem, Das Kleinhirn. — Ergebnisse der Physiologie, Bd. 31, S. 592, 1931.
- SAITO, M., Experimentelle Untersuchungen über die inneren Verbindungen der

- Kleinhirnrinde und deren Beziehungen zu Pons und Medulla. — Arb. Neurol. Inst. Wien, Bd. 23, S. 74, 1922.
- SCHACHERL, M. Über CLARKES „posterior vesicular columns” — Arb. Neurol. Inst. Wien, Bd. 8, S. 314, 1902.
- SCHAEFFER, K. Gibt es eine cerebello-olivare Bahn? — Zeitsch. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Bd. XXX, S. 70, 1915.
- SCHOLTEN, J. M. Eenige opmerkingen over de vergelijkende anatomie van de pars tonsillaris BOLK. — Versl. Ned. Akad. v. Wetensch. vol. LII, no. 4, p. 168, 1943.
- Idem, Een nadere beschouwing over de homologie der kleine-hersendeelen van de subprimaten en primaten met die van den mensch. — Versl. Ned. Akad. v. Wetensch. Vol. LII, no. 8, p. 514, 1943.
- Idem, Comparative anatomy of the caudal part of the human and subprimate cerebellum. — Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. A'dam. Vol. XLVIII, p. 369, 1946.
- SHERRINGTON, C. S., The integrative action of the nervous system. — New Haven, 1906.
- SHIMAZONO, J. Das Kleinhirn der Vögel. — Arch. f. mikrosk. Anat. 80, S. 397, 1912.
- SINNIGE, J. L. M. Anatomisch onderzoek over de verbindingen van de kleine hersenen bij den hond. — Diss. Amsterdam, 1938.
- SMITH, G. ELLIOT. The primary subdivisions of the mammalian cerebellum. — Journ. of Anat. and Phys. Vol. 36, p. 381, 1902.
- Idem, Notes on the morphology of the Cerebellum. — Journ. of Anat. and Phys. 37, p. 329, 1903.
- Idem, Morphology of the human cerebellum. — Review of Neurol. and Psych. Vol. 1, p. 629, 1903.
- Idem, Further observations on the natural mode of subdivisions of the mammalian cerebellum. — Anat. Anzeiger B. 23, S. 368, 1903.
- STEWART, T. G. and HOLMES, G., Symptomatology of cerebellar tumours. — Brain, Vol. 27, p. 522, 1904.
- STROUD, B. B. The mammalian cerebellum. — Journ. comp. Neurol. Vol. 5, p. 71, 1895.
- SLIJPER, E. J., Die Cetaceen. — Diss. Utrecht, 1936.
- THEUNISSEN, W. F., The central nervous system of a cat with hemiataxia. — Psych. en Neurol. Bladen, No. 3, 1914.
- THOMAS, A. Etude expérimentale des localisations cérébelleuses. II. Expériences sur les singes. — L'Encéphale, 17, p. 346, 1922.
- THOMAS, A. et DURUPT, A., Localisations cérébelleuses. — Paris, 1911.
- TILNEY, F., Proc. Assoc. f. Research in nerv. and mental Disease. Dec. 1926.
- UEMURA, H., Pathologisch-anatomische Untersuchungen über die Verbindungsbahnen zwischen dem Kleinhirn und den Hirnstamm. I en II. — Schweiz. Archiv. f. Neurol. u. Psych. H. 1, S. 151 en 342, 1917.
- VAUKENBURG, C. T. VAN. Bijdrage tot de kennis eener localisatie in de menschelijke kleine hersenen. — Ned. Tijdschr. v. Geneesk. No. 1, p. 6, 1912.

- VOGT, O., Die myelogenetische Gliederung des Cortex cerebelli. — Journ. Psychol. u. Neurol. Bd. 5, S. 235, 1905.
- VOORHOEVE, J. J., Over den bouw van de kleine hersenen der Plagiostomen. — Dissertatie Amsterdam, 1917.
- WEIDENREICH, F., Zur Anatomie der zentralen Kleinhirnerkerne. — Zeitsch. f. Morph. u. Anthropol. 1, S. 259, 1899.
- WESTON, J. K., The reptilian vestibular and cerebellar gray with fiber connections. — Journ. comp. Neurol. 65, p. 93, 1936.
- WILSON, R. B., The anatomy of the brain of the Whale (*Balaenoptera sulfurea*). — Journ. comp. Neurol. 58, p. 419, 1933.
- WINKLER, C., Handboek der Neurologie. Deel III, 1926.
- Idem, Anatomie du système nerveux. Le Cervelet, Bd. 3, p. 108, 1927.
- Idem, Recherches sur le Cervelet. — Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. 38, p. 220, 1935.
- YOSHIDA, I., Ueber die Nissl Degeneration nach Kleinhirnläsionen. I. — Okayama-Igakkwai-Zasshi No. 415, 1924.
- Idem, Ueber die Nissl Degeneration nach Kleinhirnläsionen. II Teil. — Okayama-Igakkwai-Zasshi No. 418, 2, 1924.
- ZIEHEN, Th., Bardeleben's Handbuch d. Anatomie, Bd. 4, Abt. 2, Jena, 1899.
- Idem, Beiträge zur vergleichende Anatomie des Kleinhirns. — Anat. Anzeiger. Bd. 80, Nr. 1—4, S. 25, 1935.
- ZÜLCH, K. J., Über die primäre Kleinhirnrindenatrophie. — Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. 156, p. 493, 1936.



